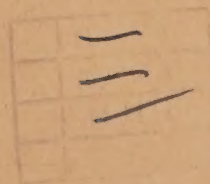
Vol. XXX Nr 1 1961

ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE

Organ Polskiego Towarzystwa Botanicznego
Publication de la Société Botanique de Pologne





WARSZAWA 1961

TREŚĆ — SOMMAIRE

Vol. XXX, Nr 1

ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE

Organ Polskiego Towarzystwa Botanicznego
Publication de la Société Botanique de Pologne

Vol. XXX Nr 1



WARSZAWA 1961

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE — WARSZAWA, MIODOWA 10

Nakład 784+146 egz.	*Oddano do składu 25.XI.1960.*
Ark. wyd. 15,5 ark. druk. 11,75+1,5 wkł.	*Podpisano do druku w marcu 1961 r.*
Papier druk. sat. 80 g. kl. V	*Druk ukończono w marcu 1961 r.*
Format B5, 70×100 cm	*Zam. 481. S-32 Cena zł 35.—*

Warszawska Drukarnia Naukowa, Warszawa, ul. Śniadeckich nr 8

PAMIĘCI PROFESORA

DR KAZIMIERZA BASSALIKA

REDAKTORA ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE

TEN TOM POŚWIĘCA

POLSKIE TOWARZYSTWO BOTANICZNE

LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE POLOGNE

DÉDIE CE VOLUME

À LA MEMOIRE DE PROFESSEUR

DR CASIMIR BASSALIK

SON RÉDACTEUR

DES ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE



KAZIMIERZ BASSALIK
1879—1960

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Profesor dr Kazimierz Bassalik
(12.6.1879 — 27.6.1960)

Dnia 27 czerwca 1960 r. zmarł w Warszawie jeden z najwybitniejszych polskich fizjologów i mikrobiologów, Prof. dr Kazimierz Bassalik.

Urodzony 12 czerwca 1879 r. w Brzeziu koło Poznania, po ukończeniu szkoły średniej w Poznaniu odbył studia leśnicze w Tharendt i przyrodnicze w Berlinie, po czym przeniósł się do Bazylei, gdzie uzyskał stopień doktora i habilitował się z botaniki.

Od roku 1908 do 1913 był asystentem prof. A. Fischera, a przez następnych pięć lat pełnił funkcje zastępcy profesora i dyrektora Instytutu oraz Ogrodu Botanicznego na Uniwersytecie w Bazylei.

Starannie przygotowany do pracy naukowej i dydaktycznej powrócił w roku 1918 do kraju i objął stanowisko kierownika działu mikrobiologii w Państwowym Instytucie Gospodarstwa Wiejskiego w Puławach.

W kwietniu 1919 r. został mianowany profesorem fizjologii roślin w Uniwersytecie Warszawskim i na tym stanowisku pracował z niesłabnącą energią i wytrwałością przez 40 lat do końca swego życia, rozwijając działalność naukową i pedagogiczną. W okresie tym dwukrotnie był Dziekanem Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego UW.

Poza tym pełnił wiele innych funkcji dydaktycznych, naukowych i społecznych. Od roku 1919 do 1922 wykładał fizjologię roślin w Szkole Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, a od roku 1920 do 1923 był dyrektorem oddziału Państwowego Instytutu Gospodarstwa Wiejskiego w Bydgoszczy.

Jako jeden z założycieli Polskiego Towarzystwa Botanicznego niemal od momentu jego powstania pracował w zarządzie: przez 17 lat był przewodniczącym Oddziału Warszawskiego PTB, przez 8 lat (1945—1953) — zastępcą przewodniczącego Zarządu Głównego i przez dwa lata (1953—1955) — przewodniczącym Zarządu Głównego PTB. Od roku 1930 był stale redaktorem głównego organu Towarzystwa — „Acta Societatis Botanicorum Poloniae". Na tym stanowisku położył dla botaniki polskiej specjalnie duże zasługi. W uznaniu zasług Kazimierza Bassalika Polskie Towarzystwo Botaniczne mianowało Go w roku 1951 swym Członkiem Honorowym.

Od 11 listopada 1922 r. był członkiem Towarzystwa Naukowego Warszawskiego, gdzie pełnił obowiązki przewodniczącego Wydziału IV

Nauk Biologicznych. Od roku 1932 był członkiem i sekretarzem Wydziału IV Nauk Technologicznych w Akademii Nauk Technicznych, a następnie jej Sekretarzem Generalnym (1936). W roku 1945 został wybrany na członka-korespondenta, a w 1946 na członka czynnego Polskiej Akademii Umiejętności w Krakowie. Poza tym był On jednym z założycieli Polskiego Towarzystwa Fizjologicznego i Polskiego Towarzystwa Mikrobiologicznego. Był członkiem rzeczywistym Polskiej Akademii Nauk, przewodniczącym Komitetu Mikrobiologicznego PAN i członkiem Komitetu Botanicznego PAN. Był też członkiem Szwajcarskiego Towarzystwa Botanicznego.

Już w początkach działalności badawczej mikrobiologia stała się przedmiotem Jego szczególnych zainteresowań. Karierę naukową rozpoczął od opublikowania w roku 1912 i 1913 dwóch prac nad rozkładem krzemianów przez bakterie.

Drugim wybitnym osiągnięciem Kazimierza Bassalika było wyodrębnienie bakterii rozkładających szczawiany. Przebadał On 90 gatunków bakterii oraz grzybów i znalazł wśród nich trzy gatunki, mające zdolność rozkładania szczawianów, z których najbardziej przystosowany do tego procesu był *Bacilius extorquens* (obecna nazwa systematyczna: *Flavobacterium extorquens* Bassalik).

Można powiedzieć, że w wielu badaniach naukowych wyprzedzał On innych biologów, podejmując oryginalne tematy i torując drogę swoim następcom.

Odrębnym zagadnieniem, któremu poświęcił wiele uwagi i czasu, było wiązanie azotu atmosferycznego przez *Azotobacter* (1930—1936). Znane są również Jego badania nad biosem, auksymonami, mikroelementami, nad procesami fermentacyjnymi, nad enzymami i witaminami. Wyodrębnił przy tym kilka nowych gatunków bakterii.

Wielką zasługą Kazimierza Bassalika było stworzenie w Uniwersytecie Warszawskim poważnego ośrodka mikrobiologicznego.

Równolegle podejmował On liczne badania z zakresu fizjologii roślin, a w szczególności na temat mineralnego odżywiania roślin, znaczenia podłoża mechanicznego dla wzrostu korzeni i roli kwasu szczawiowego w roślinach zielonych.

Kierunki badań i osiągnięcia najlepiej ilustruje załączony wykaz prac Kazimierza Bassalika i Jego uczniów, których miał ponad dwustu. Rzadko się zdarza, aby jeden człowiek potrafił umysłem swoim ogarnąć tak szeroki zakres tematów i opracowywać je z tak dużą znajomością zagadnień, jaka cechowała Kazimierza Bassalika.

Był to dużej miary uczony, doświadczony i niestrudzony badacz, wytrawny pedagog, który umiał pociągnąć za sobą wielu młodych mikrobiologów i fizjologów. Z Jego szkoły wyszło sześciu obecnych profesorów

i docentów, ośmiu doktorów i około dwustu magistrów, którzy pracują w najrozmaitszych instytucjach naukowych i badawczych.

Rozległość horyzontów, wszechstronność zainteresowań i głębia wiedzy cechowały Kazimierza Bassalika jako badacza.

W okresie okupacji hitlerowskiej nie zaprzestał pracy pedagogicznej, lecz brał czynny udział w tajnym nauczaniu studentów, a po zakończeniu wojny jako jeden z pierwszych przystąpił znów do pracy w odbudowanym Uniwersytecie Warszawskim, rozwijając szczególnie żywą działalność pedagogiczną. Ilość wyszkolonych magistrów w okresie powojennym osiągnęła liczbę 150 mimo bardzo trudnych warunków lokalowych i niedostatecznego wyposażenia technicznego.

Działalność naukowa Kozimierza Bassalika pozostawiła niezatarte ślady w rozwoju polskiej mikrobiologii. Był on niewątpliwie jednym z najwybitniejszych jej twórców.

W uznaniu zasług naukowych i dydaktycznych został On dwukrotnie odznaczony Krzyżem Komandorskim z Gwiazdą Orderu Odrodzenia Polski. Ponadto był laureatem Nagrody Państwowej I stopnia i Nagrody Naukowej Miasta Stołecznego Warszawy.

W osobie Kazimierza Bassalika nauka polska utraciła jednego z czołowych przedstawicieli w zakresie mikrobiologii i fizjologii roślin. Pamięć o Nim pozostanie wśród nas na długie lata.

Piotr Strebeyko

Professeur dr Casimir Bassalik

(12.VI.1879—27.VI.1960)

Souvenir posthume

Un des plus éminents physiologues et microbiologues polonais, le prof. dr Casimir Bassalik est décédé à Varsovie, le 27 juin 1960.

Né le 12 juin 1879 à Brzezie près de Poznań, Casimir Bassalik, après avoir fini l'école secondaire à Poznań, poursuivit ses études à Tharendt, à Berlin, se rendit ensuite à Bâle, où il passa sa thèse de doctorat et reçut le titre de professeur en sciences botaniques.

Dès 1908 jusqu'en 1913 il fut assistant du prof. A. Fischer et pendant cinq ans il exerça les fonctions de professeur adjoint et de directeur de l'Institut et du Jardin des Plantes de l'Université à Bâle.

Soigneusement préparé aux travaux scientifiques et didactiques il retourna en 1918 dans son pays natal et fut nommé chef de la Section Microbiologique de l'Institut d'Agriculture à Puławy.

En avril 1919 il devient professeur en physiologie des plantes à l'Université de Varsovie et à ce poste il travailla avec une énergie et une persévérance persistantes pendant 40 ans — jusqu'à la fin de sa vie, en developpant son activité scientifique et pédagogique. Dans ce laps

de temps il assuma deux fois les fonctions de Doyen de la Faculté des Sciences à l'Uniwersité de Varsovie.

Outre cela il exerça beaucoup de fonctions didactiques, scientifiques et sociales. Entre 1919—1922 il fit des cours de physiologie des plantes à l'École Supérieure d'Agriculture à Varsovie, dans les années 1920—1923 — il dirigea la Section de l'Institut d'Agriculture à Bydgoszcz.

Comme un des créateurs de la Société Botanique de Pologne des le moment de sa fondation pendant 17 ans il occupa le poste de président de la Section Varsovienne de cette Société; ensuite pendant 8 ans (1945—1953) il fut viceprésident et pendant 2 ans (1953—1955) — président de la Société Botanique de Pologne. Dès 1930 il fut rédacteur de la publication principale de la Société — „Acta Societatis Botanicorum Poloniae" et il rendit d'éminents services à la science polonaise. En approuvant ses mérites, la Société Botanique de Pologne le nomma membre d'honneur en 1951.

Depuis le 11 novembre 1922 Casimir Bassalik fut membre de la Société des Sciences de Varsovie, ou il exerça les fonctions de président de la Faculté IV des Sciences Biologique. En 1932 il fut nommé membre et secrétaire de la Faculté des Sciences Technologiques à l'Académie des Sciences Techniques et puis son Secrétaire Général (1936). En 1945 il fut élu membre-correspondant et en 1946 — membre de l'Académie Polonaise des Sciences à Cracovie. Outre cela il fut un des fondateurs de la Société Polonaise de Physiologie et de la Société Polonaise de Microbiologie. De même il fut membre de l'Académie Polonaise des Sciences à Varsovie, président du Comité Microbiologique de l'Académie Polonaise des Sciences et membre du Comité Botanique de la même Académie. Il fut aussi membre de la Société Botanique de Suisse.

La microbiologie le passionnait et fut l'objet de ses vastes recherches des le commencement de sa carrière scientifique. Il débuta en 1912 et 1913 par la publication de deux traveaux sur la décomposition des silicates par les bactéries.

Le second, éminent succès de Casimir Bassalik fut l'isolement des bactéries décomposant les oxalates. Il mena ces recherches sur 90 espèces de bactéries et fongus et il y découvrit 3 espèces possédant la capacité de décomposer les oxalates, surtout l'une d'elles *Bacillus extorquens* (nom actuel systématique: *Flavobacterium extorquens* Bassalik) fut adaptée à cet procès.

On peut dire que par ses recherches scientifiques, par l'originalité des sujets traités, Casimir Bassalik dévancait les autres biologues et frayait le chemin à ses successeurs.

Un autre problème, auquel il consacra beaucoup de temps et d'efforts, fut celui de la fixation de l'azote atmosphérique par l'*Azotobacter* (1930—1946). On connaît aussi ses recherches sur les éléments d'accrois-

sement, les micro-éléments et les procès de fermentation, sur les enzymes et les vitamines. Il y découvrit quelques nouvelles espèces.

Son grand mérite fut l'organisation d'un centre considérable de microbiologie à l'Université de Varsovie.

En même temps il initia de nombreuses recherches sur la physiologie des plantes et surtout sur le problème de la nutrition minérale des plantes, l'importance de la base mécanique pour l'accroissement des racines et du rôle de l'acide oxalique dans les plantes vertes.

Les tendances des recherches et les résultats obtenus seront le mieux caractérisés par la liste adjointe des publications de Casimir Bassalik et des ses éleves, dont il avait plus de 200. Il est rare qu'un seul homme puisse embrasser par son esprit une si large diversité de thèmes et les étudier avec une si profonde connaissance de problèmes, comme le faisait Casimir Bassalik.

C'était un savant de grande valeur, un chercheur expérimenté et inlassable, un pédagogue habile qui savait attirer beaucoup de jeunes microbiologues et physiologues. Son école a donné 6 professeurs et agrégés, 8 docteurs et presque 200 licenciés (magisters) qui travaillent dans de différentes institutions scientifiques et expérimentales.

Les vastes horizons de son activité savante et la profonde érudition caractérisent Casimir Bassalik comme chercheur.

Pendant la dernière guerre, sous l'occupation hitlérienne, Casimir Bassalik ne cessa de travailler comme pédagogue, en prenant large part a l'instruction clandestine; la guerre finie il se mit un des premiers à l'oeuvre à l'Université de Varsovie, en developpant une activité pédagogique avec grande énergie inlassable. Le nombre d'étudiants diplomés pendant ces années après la guerre atteint le chiffre de 150, malgré les mauvaises conditions de travail, faute du manque de logement et d'équipement technique.

L'activité scientifique de Casimir Bassalik a laissé des traces inoubliables dans le développement de la microbiologie polonaise. Il était, sans aucun doute, un de ses plus émminents créateurs et organisateurs.

En considération de ses mérites scientifiques et didactiques on le décora deux fois de l'Ordre de Polonia Restituta de la IIme classe (Croix de Commandeur avec Étoile). Outre cela il reçut le Prix d'État de la Ire classe et le Prix Scientifique de la Ville de Varsovie.

La mort de Casimir Bassalik causa à la science polonaise une parte douloureuse, la privant d'un de ses principaux représentants dans le domaine de la microbiologie et de la physiologie des plantes.

Son nom, vivra toujours dans notre souvenir.

P. Strebeyko

Wykaz
prac naukowych prof. dr Kazimierza Bassalika

A. Prace opublikowane

1. 1912. Über Silikatzersetzung durch Bakterien, Ztschr. f. Gärungsphysiol. Bd II. S. 1.
2. 1913. Über Silikat-u. Apatitzersetzung durch Bakterien u. Hefen, Ztschr. f. Gärungsphysiol. Bd III, S. 15.
3. 1913. Über die Verarbeitung d. Oxalsäure durch Bacillus extorquens n. sp. Jahrb. wiss. Botanik Bd. 53. S. 255.
4. 1913. O rozkładzie krzemianów pod wpływem czynników biologicznych głównie zaś bakterii — Chemik Polski, t. 13, str. 147, 171, 199, 223, 248.
5. 1916. Der Einfluss des Lichtes auf die Oxalsäure in den grünen Pflanzen, Jahrb. Schweiz. Naturforsch. Ges.
6. 1917. Über die Rolle d. Oxalsäure bei den grünen Pflanzen. I. Die Zersetzung der Oxalsäure bei *Rumex acetosa*, Bull. de l'Academie des Sciences de Cracovie, Cl. d. Sc. Mathem. et Natur. Serie B: Sc. Natur., Octobre 1916, 203—240. Cracovie, Imprim. de l'Université, 1917.
7. 1917. Formation of Oxalic Acid in Green Plants, Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Bd 99, S. 296.
8. 1917. Über die Bildung der Oxalsäure bei *Rumex acetosa*, Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges.
9. 1922. Wpływ reakcji gleby na wzrost owsa, Roczniki Nauk Rolniczych.
10. 1923. Wpływ odczynu środowiska na zużytkowanie wody przez rośliny, Roczn. Nauk. Roln., t. 10, str. 220.
11. 1923. T a d e u s z R u d z k i. (Wspomnienie pośmiertne). Roczn. Nauk. Roln. t. 10, str. 441.
12. 1923. Sur l'utilisation de l'acide phosphorique des phosphorites par les végetaux. C. r. de Congrés Intern. d'Agric.
13. 1926. Bakteriologia. Podręcznik dla Samouków, t. VI.
14. 1927. Die Aufnahme wasserunlöslicher Nährstoffe durch die Pflauzen, Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges.
15. 1927. Wpływ składu mechanicznego podłoża na wzrost roślin, Vest. II. Sj. Bot. Slov. III., p. 103.
16. 1927. Wyjaśnienie przyczyn możliwości pobierania kwasu fosforowego przez rośliny ze związków nierozpuszczalnych, Vest. II. Sj. Bot. Slov. III, p. 105.
17. 1927. Rozkład alkaloidów przez bakterie. Vest. II. Sj. Bot. Slov. II. I., p. 54.
18. 1930. Wpływ mechanicznego układu podłoża na wzrost roślin, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. VII, str. 631.
19. 1930. z J. N e u g e b a u e r. Wpływ różnych czynników na działanie *Azotobacter chroococcum* B e i j, C. r. de Séances Soc. Sc. et Lettres de Vars., XXIII. Cl. IV, p. 108.
20. 1930. The Absorption of Mineral Constituents by Plants from Insoluble Compounds, V. Intern. Congr. of Botany p. 263.
21. 1930. On the Intake of Phosphate Ions by Plants from Different Insoluble Rockphosphates. Repr. of the V. Intern. Congr. of Botany. Cambridge.

22. 1930. z H. Strzałkowską. O zgniliźnie wodnistej pomidora przez *Bacterium lycopersici vitiati* K. Bassalik i H. Strzałkowska n. sp., C. r. de la Soc. d. Sc. et Lettres de Vars. Cl. IV., XXIII.

23. 1931. Pobieranie przez rośliny azotanów i soli amonowych, Spraw. z III. zjazdu Bot. Słow. w Warszawie, str. 34.

24. 1931. O pobieraniu anionów NO_3 i kationów NH_4 przez kukurydzę w doświadczeniach krótko- i długotrwałych, Spraw. z pos. TNW, t. XXIV, wydz. IV, str. 254.

25. 1931. z J. Neugebauer. Bios, auksymony, witaminy i kolloidy w świetle badań nad wiązaniem azotu przez *Azotobacter chroococcum* Beij, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. VIII, str. 213.

26. 1931. Bios, vitamines et auximones au jour des recherches sur l'Azotobacter, III, Congr. Bot. Slaves à Varsov., p. 26.

27. 1932. z E. Kornblum. Récherches sur les kéfirs varsoviens, C. r. Soc. d. Sc. et Lettres de Varsovie Cl. IV, t. XXV.

28. 1932. Bilans azotowy w akwariach, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. IX, str. 365.

29. 1932. Bilans azotu w akwariach, Spraw. z pos. TNW. Wydz. IV, t. XXV, 17.

30. 1932. Karotyna jako stymulator w procesie wiązania azotu przez *Azotobacter chroococcum* Beij., Spraw. z pos. TNW. Wydz. IV, t. XXV, str. 39.

31. 1933. z R. Edelsztajn. Bakterioza cebuli jadalnej *Allium cepa* L., Spraw. z pos. TNW. wydz. IV, t. XXVI, str. 95.

32. 1933. z J. Neugebauer. Über die Stimulation von Azotobacter durch Eisen, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. X, S. 481.

33. 1933. z J. Nowakowską. Cykl rozwojowy u *Azotobacter chroococcum* Beij, Spraw. z pos. TNW. wydz. IV, t. XXVI, str. 104.

34. 1933. z J. Kwiecińską. Bakteriologia rozkładu aerobowego celulozy, Spraw. z pos. TNW. wydz. IV, t. XXVI, str. 104.

35. 1933. z K. Janikowską. Zymofagi i liza drożdży, Spraw. z pos. TNW. wydz. IV, str. 104.

36. 1934. Zur „Auximon" — frage, Acta Soc. Bot. Pol. XI, str. 581.

37. 1934. z W. Grinszpan. O antagonizmach bakteryjnych, Spraw. z pos. TNW. Wydz. IV, t. XXVII, str. 48.

38. 1936. z M. Erlach. O urzęsieniu niektórych form *Bacterium radicicola* A. Prażmowski, Spraw. z pos. TNW. Wydz. IV, t. XXIX, str. 158.

39. 1936. z A. H. Gutgisser. Aerobowy rozkład celulozy przez *Cytobacter polonicum* n. gen.. n. sp., Spraw. z pos. TNW. wydz. IV, t. XXIX, str. 149.

40. 1936. z M. Lindenwajs. *Azotobacter krzemieniewskorum* n. sp., Spraw. z pos. TNW. wydz. IV, t. XXIX, str. 174.

41. 1936. z J. Martyszewską. Skład elementarny *Azotobacter chroococcum* Beij, Spraw. z pos. TNW. Wydz. IV, t. XXIX, str. 177.

42. 1936. z A. Tregier. Endo- i egzosacharaza u azotobaktera, Spraw. z pos. TNW. Wydz. IV, t. XXIX, str. 167.

43. 1936. z R. Zarembską. *Cellulobacillus varsaviensis* n. sp. sporowa aerobowa bakteria rozkładająca celulozę, Spraw. z pos. TNW. Wydz. IV, t. XXIX, str. 152.

44. 1937. Über die landwirtschaftliche Verwertbarkeit von Hochofenschlacke, Ann. de l'Acad. d. Sc. Techn. à Varsovie, t. IV, p. 301.

45. 1949. Istota fermentacji tlenowych. Chem. i Techn., t. III, str. 163.

46. 1949. Fermentacje tlenowe wywołane przez pleśnie, Chem. i Techn., t. III, str. 181.

47. 1949. Bakteryjne fermentacje beztlenowe, Chem. i Techn., t. III, str. 195.

48. 1954. Fizjologia drobnoustrojów ciepłoopornych, Konf. Kom. Mikrobiol. PAN w Warszawie „Zagadnienia drobnoustrojów ciepłoopornych w przemyśle", str. 5.
49. 1956. z E. Niepokojczycką. O zwalczaniu pleśni w garbarstwie, Prace Instyt. Przem. Skórzanego R. II, str. 3.
50. 1957. Zmiany w torfowisku wywołane odwodnieniem w świetle procesów mikrobiologicznych, Zesz. Probl. Post. Nauk Roln. zesz. 10, str. 73.
51. 1957. z Janotą-Bassalik L., Niewiarowską J., Olczyk C., Badania nad wpływem nieznanych związków organicznych na urodzajność torfowisk meliorowanych, Zesz. Probl. Post. Nauk Roln. zesz. 10, str. 121.
52. 1958. z Janotą-Bassalik L., Niewiarowską J., Olczyk C., Badania nad wpływem nieznanych związków organicznych na urodzajność torfowisk meliorowanych, Cz. II, Zesz. Probl. Post. Nauk Roln. zesz. 13. str. 153.
53. 1960. z Janotą-Bassalik L., Brisou J. Étude sur *Flavobacterium extorquens* (ex *Pseudomonas extorquens*), Ann. Inst. Pasteur, t. 98, p. 165.
54. 1960. z Janotą-Bassalik L., Olczyk C., Halweg H. Wpływ czynnych substancji wyciągów torfowych na rozwój mikroflory torfu strukturalnego i rozpylonego, Zesz. Probl. Post. Nauk Roln. zesz. 25, str. 125.
55. 1960. z Janotą-Bassalik L., Olczyk C., Halweg H. (w druku). Wpływ czynnych substancji wyciągów torfowych na rozwój mikroflory torfu strukturalnego i rozpylonego, Cz. II.
56. 1960. z Janotą-Bassalik L., Olczyk C., Halweg H. (w druku). Methodes de recherches microbiologiques sur les substances actives des extraits de tourbes.
57. 1960. z Janotą-Bassalik L., Olczyk C., Halweg H., L'Effect de substances actives des extraits de tourbe sur le developpment de microflore de la tourbe structurale et de la tourbe pulverulente, Praca zgłoszona na VII Międzynarodowy Zjazd Fizjatryczny we Franciszkańskich Łaźniach, ČSR. 1960.

B. Prace nie opublikowane

58. 1935. z J. Neugebauer, Wirkung von D_2O auf die Stickstoffbindung durch *Azotobacter*.
59. 1935. z H. Glezer, Wirkung von D_2O auf Hefen.
60. 1955. z M. Strączyńską-Macierewicz, Wirkung von D_2O auf Sporenkeimung der Bakterien.
61. 1935. z M. Janikowską, Badania nad biosem. I.
62. 1935. z M. Janikowską, Bakteria pożerająca drożdże *(Saccharomycetovora)*.
63. 1935. Über die Wirkung mechanischer Erschütterungen auf flüssige Mikroorganismen-Kulturen.
64. 1937. z H. Bielikowiczówną, Badania nad Biosem. II.
65. 1937. z A. Glezer,, Badania nad Biosem. III.
66. 1937. z E. Lipszyc, Badania nad Biosem. IV.
67. 1937. z G. Kołodną, Wpływ magnezu na tworzenie tłuszczu.
68. 1937. Jakość włókna lnu w zależności od mechanicznego składu podłoża, na którym len był uprawiany.
69. 1939. z R. Pakułą, Morfologia i fizjologia 2 gatunków Azotobaktera, wytwarzającego zielony barwnik.
70. 1949—1950. Morfologia i fizjologia.

71. 1949—1950. Sprawozdania z doświadczeń przeprowadzonych nad działaniem herbicydów na mikroflorę gleby.
72. 1949—1950. z I. Gawędą, O zapotrzebowaniu ciał wzrostowych bakterii octowych.
73. 1949—1950. z H. Kąkolówną. O rozkładzie celulozy przez tlenową sporową bakterię.
74. 1949—1950. z M. Piechowską, O rozkładzie keratyny.
75. 1949—1950. z L. Janotą, O stałych właściwościach fizjologicznych *Pseudomonas extorquens.*
76. 1949—1950. z K. Snaglewską, L. Kosewską, O studiach fizjologicznych nad *Thiobacillus thiooxidans.*
77. 1949—1950. z H. Pietraszkiewiczową, O florze drożdżowej nektariów kwiatowych.
78. 1953. z I. Żółtowską, *Acetobacter xylinum* jako obiekt testowy dla oznaczania kwasu pantotenowego w pożywce syntetycznej.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Wzrost masy i pobieranie składników mineralnych (N,P,K) u owsa

Growth and the absorption of mineral elements (N, P, K) in oats

P. STREBEYKO

WSTĘP

Wyniki badań nad wpływem fosforu na wzrost owsa i pobieranie składników mineralnych, opublikowane w roku 1934, skłoniły nas w roku 1939 do przeprowadzenia bardziej szczegółowej analizy tych zjawisk. Nowe wyniki nie zostały opublikowane z powodu wybuchu drugiej wojny światowej, ale wszystkie materiały ocalały. Obecnie w związku z badaniami wzrostu zbóż w naturalnych warunkach polowych, opublikowanie dawno zebranego materiału stało się konieczne, gdyż stanowił on podstawę do ustalenia właściwych terminów sprzętu roślin; poza tym dawne doświadczenia z 1939 roku obejmowały również system korzeniowy, którego badanie w warunkach polowych jest prawie niemożliwe. Mimo 20 minionych lat wyniki naszych badań nie straciły wiele na aktualności.

Badania nad przebiegiem pobierania składników mineralnych u roślin uprawnych, a w szczególności u zbóż, podjęto już w połowie XIX wieku. Na przykład Norton (1847), Stöckhardt (1855) i Arendt (1859) przeprowadzili szczegółowe analizy popiołów owsa w różnych okresach wegetacji.

Obszerna praca Liebschera (1887) zapoczątkowała wielką serię tego rodzaju badań w latach następnych. Remy (1896), Haselhoff (1931) i Quitzau (1932) badali wrost i pobieranie składników mineralnych u żyta; Adorján (1902), Wilfarth, Römer i Wimmer (1906), Gericke (1925), Haselhoff, Hann i Elbert (1931). Schlesier (1932), Quitzau (1932), Ballard i Petrie (1936) oraz Petrie (1937) — u pszenicy; Wilfarth, Römer i Wimmer (1900), Burd (1919), Pfeiffer i Rippel (1921), Knowles i Watkin (1931), Schlesier (1932) i Quitzau (1932) — u jęczmienia; a Pember (1917), Hoagland (1919), Brenchley (1929) i Tujeva (1929) przy pomocy kultur wodnych wykazali, że jęczmień jest zdolny do pobrania w początkowym okresie wzrostu tak dużych ilości składników mineralnych, np. fosforu, że to mu może wystarczać do końca wegetacji bez dodatkowego zaopatrzenia w ten pierwiastek.

Szczególnie liczne były badania nad przebiegiem wzrostu i pobierania składników mineralnych u owsa. Poza wspomnianymi badaniami XIX wieku nad zagadnieniem tym pracowali Paterson i Scott (1914), Zade (1918), Berry (1920), Korczewski (1929), Haselhoff, Hann i Elbert (1931), Schlesier (1932), Wagner (1932), Rippel i Meyer (1933), Stahl i Shive (1933), Blanck i Giesecke (1933, 1934), Strebeyko (1934) i Rackmann (1935, 1936). Szczegółowe badania wzrostu u owsa, w związku z zaopatrzeniem w fosfor, przeprowadził Williams (1936 i 1938). Składniki mineralne są na ogół pobierane we wczesnych okresach wzrostu. Pobieranie azotu, fosforu i potasu przebiega szybciej i kończy się wcześniej niż przyrost suchej masy roślin. Toteż procentowa zawartość azotu, fosforu, potasu i wielu innych składników mineralnych z wiekiem roślin stopniowo maleje.

BADANIA WŁASNE

Nasze badania różniły się od poprzednich głównie tym, że analiza przyrostu suchej masy i pobierania składników mineralnych była prowadzona bardziej szczegółowo w krótkich, zaledwie 5-dniowych odstępach czasu.

Doświadczenie wazonowe z owsem założono na piasku, aby łatwiej można było wydobywać korzenie. Na 9 kilogramów piasku w wazonie dodano w pożywce 0,5 g azotu, 0,1 g fosforu (0,23 g P_2O_5), 0,33 g potasu (0,4 g K_2O), 0,03 g magnezu (0,05 g MgO), 0,035 g sodu i 0,025 g siarki w postaci: NH_4NO_3, $Ca(NO_3)_2$, $Ca(H_2PO_4)_2$, KCl, K_2SO_4, $MgCl_2$, $MgSO_4$ i Na_2SO_4 w odpowiednio dobranych ilościach. W nawiasach podano również ilości tlenków dla łatwiejszego porównania z doświadczeniami rolniczymi, w których ilości składników mineralnych są według dawnego zwyczaju obliczane w postaci P_2O_5, MgO itd. Wydaje się jednak, że jest to forma przestarzała i niedogodna. Najwłaściwsze byłoby operowanie gramatomami zarówno w dawkowaniu pierwiastków, jak też w analizach chemicznych materiału roślinnego i zapewne przejdziemy stopniowo na ten system.

Wilgotność piasku utrzymywano na poziomie 60% kapilarnej pojemności wodnej przez codzienne podlewanie wodą destylowaną.

Owies „Orzeł Biały" zasiano 9.VI. 1939 roku w ilości 20 nasion na wazon. Rośliny wzeszły po pięciu dniach. Wiek ich liczono od daty siewu. Rośliny sprzątano w krótkich odstępach czasu — co pięć dni, zaczynając od piętnastego dnia wegetacji (19.VI) aż do dojrzałości.

Okres wegetacji wskutek późnego siewu został niewątpliwie trochę skrócony, lecz wydaje się, że w tych warunkach różnice w tempie wzrostu lub pobierania składników mineralnych musiały być nawet wyraźniejsze.

Po 35 dniach wegetacji stożek wzrostu był już przekształcony w 2-milimetrowy kłosek, po 45 dniach owies się wykłosił, a po 55 dniach zakwitł. Rośliny sprzątnięto 23 sierpnia po 75 dniach wegetacji.

WYNIKI

W tabelach 1 i 2 przedstawiono suchę masę pędów i korzeni owsa oraz zawartość azotu, fosforu i potasu, w kolejnych terminach sprzętu od 15 do 75 dnia wegetacji (wiek roślin liczono od daty siewu). Przyrost suchej masy pędów i korzeni ilustruje wykres (ryc. 1). Z tabel i wykresu widzimy, że wzrost pędów odbywał się z malejącą szybkością aż do 65 dnia wegetacji. Natomiast wzrost korzeni ustał niemal całkowicie po 40 dniu wegetacji, a po 60 dniach wegetacji masa korzeni wyraźnie się zmniejszyła wskutek procesów rozkładu, co można też było stwierdzić na podstawie zmiany ich zabarwienia.

Tabela 1 — Table 1

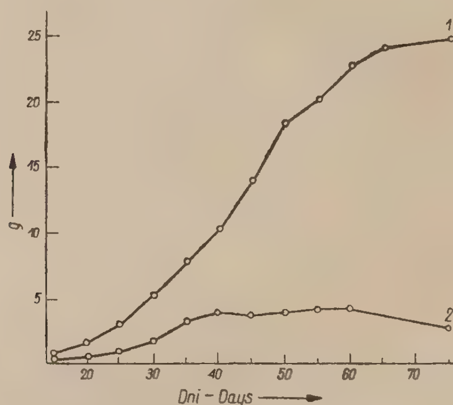
Sucha masa pędów w gramach na wazon, procentowa zawartość atotu, fosforu i potasu w suchej masie pędów oraz ilość N, P, K w pędach (w miligramach na wazon)

Dry weight of shoots in grams per pot, the percentage of nitrogen, phophorus and potassium in the dry matter of shoots and absolute amounts of N, P, K in shoots

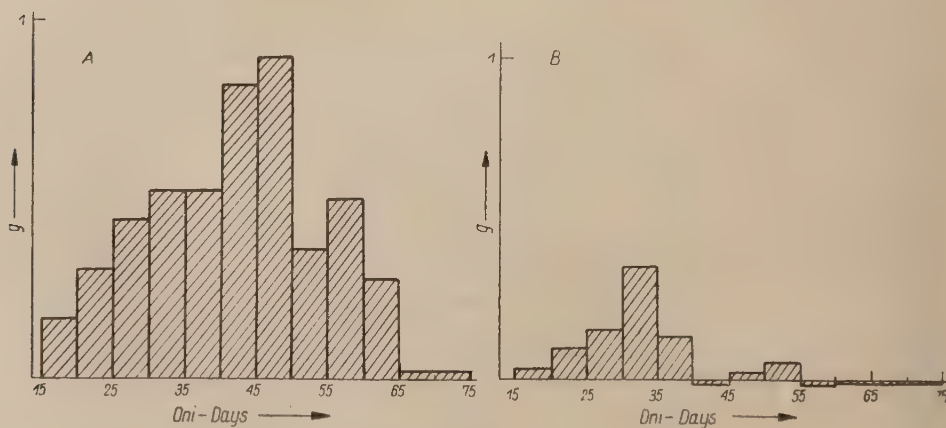
Wiek roślin Age from planting	Sucha masa Dry weight	N %	 mg	P %	 mg	K %	 mg
Dni — Days							
15	0,7 g	5,66	40	0,60	4,2	—	—
20	1,5	5,59	84	0,55	8,2	6,15	92
25	3,0	5,54	163	0,44	13,2	6,43	193
30	5,2	4,54	238	0,34	17,7	5,27	276
35	7,8	3,59	280	0,27	21,0	4,11	320
40	10,4	2,76	287	0,25	26	3,28	340
45	14,0	2,11	295	0,24	33	2,80	392
50	18,5	1,70	314	0,19	35	2,26	418
Ziarno — Grain	3,2	2,63	84	0,42	13	1,15	37
Słoma — Straw	17,1	1,30	222	0,14	24	2,18	373
Razem — Total	20,3	—	306	—	37	—	410
60 Dni—Days							
Ziarno — Grain	5,4	2,43	132	0,42	22,5	0,83	45
Słoma — Straw	17,4	0,98	171	0,10	17,5	2,14	373
Razem — Total	22,8	—	303	—	40	—	418
75 Dni—Days							
Ziarno — Grain	9,2	2,57	247	0,36	33	0,90	82
Słoma — Straw	15,6	0,59	92	0,035	3	2,13	332
Razem — Total	24,8	—	339	—	38	—	414

Z tabel 1 i 2 obliczono przyrost suchej masy roślin w okresach 5-dniowych dla pędów (ryc. 2 A) i korzeni (ryc. 2 B), co jeszcze wyraźniej obrazuje różnice przebiegu ich wzrostu.

W wyniku tych różnic stosunek masy pędów do masy korzeni z wiekiem roślin ciągle wzrastał (ryc. 3). Na początku wegetacji, w 15 dni po



Ryc. 1. Przeciętna sucha masa pędów *(1)* i korzeni *(2)* w gramach na wazon
Average dry weight of shoots *(1)* and roots *(2)* in gms per pot



Ryc. 2. Przyrost suchej masy pędów *(A)* i korzeni *(B)* w gramach na wazon, w 5-dniowych okresach wzrostu
Increase in dry weight of shoots *(A)* and roots *(B)* in gms per pot at different stages of growth (growth periods 5 days)

posadzeniu nasion stosunek masy pędów do masy korzeni wynosił około 1,6, a po upływie 2 miesięcy przy końcu wegetacji wynosił on 8,7. Szczególnie gwałtowne zmiany nastąpiły po 40 dniu, gdy ustał wzrost systemu korzeniowego.

Wydaje się, że zahamowanie procesów wzrostowych u korzeni wiąże się ze zróżnicowaniem stożka wzrostu w łodygach i przejściem od rozwoju wegetatywnego do generatywnego. Zakończenie wzrostu korzeni musiało z kolei wywrzeć wpływ na dalszy wzrost pędów.

Na wykresie (ryc. 4) przedstawiono przyrost suchej masy pędów w procentach, przyjmując na 100 masę początkową dla każdego 5-dniowego okresu. Widzimy, że przyrost masy odbywał się jak gdyby w trzech etapach: przez pierwsze trzy tygodnie tempo wzrostu regularnie malało, aż do momentu zróżnicowania stożka wzrostu i utworzenia kłoska. Następnie przez dwa tygodnie utrzymywało się na jednakowym poziomie i wreszcie przed kwitnieniem znacznie się obniżyło i stopniowo malało aż do całkowitego zaniku procesów wzrostowych. To samo zjawisko w procentach składanych przedstawia ryc. 5. Początkowo szybkość wzrostu sięgała 15% dziennie, przed kłoszeniem opadła do 6%, a przed kwitnieniem do 2% dziennie.

Wydaje się, że utrzymanie przyrostu masy pędów na równym poziomie w okresie od 35 do 50 dnia wegetacji było związane z zakończeniem wzrostu korzeni; wówczas wszystkie produkty fotosyntezy mogły być zużywane do wzrostu pędów. Natomiast ponowne zahamowanie wzrostu przed kwitnieniem musiało być spowodowane przez stopniowe usychanie liści i zahamowanie procesu fotosyntezy.

Ogólna ilość azotu, fosforu i potasu, pobrana przez pędy i korzenie razem została przedstawiona w tabeli 3 i na wykresie (ryc. 6). Z wykresu tego widzimy, że pobieranie azotu zakończyło się wcześniej niż potasu, a pobieranie potasu wcześniej niż fosforu. Azot był pobierany do 40 dnia wegetacji. Wprawdzie w pędach zawartość azotu jeszcze wzrastała do 50 dnia (tabela 3), ale to było tylko przemieszczaniem azotu z korzeni do pędów, gdyż ogólna ilość azotu w całej roślinie już się nie zmieniała.

Potas był pobierany z gleby do 50 dnia wegetacji (ryc. 6). Gromadzenie potasu w korzeniach ustało już 35 dnia (tab. 3), ale zawartość jego w pędach wzrastała do 50 dnia, częściowo w wyniku przemieszczenia z korzeni do pędów, a częściowo w wyniku pobierania z gleby.

Fosfor rośliny pobierały o 20 dni dłużej niż azot, przy jednoczesnym przemieszczaniu tego pierwiastka z korzeni do pędów.

Z chwilą zakończenia wzrostu korzeni ustało pobieranie azotu, pobieranie potasu trwało jeszcze o 10 dni, a fosforu o 20 dni dłużej. Było to jednak pobieranie słabe, nie przekraczające 15—20% maksymalnej ilości pobieranych przez rośliny składników.

Wydaje się, że pobieranie składników mineralnych wiązało się ściśle ze wzrostem systemu korzeniowego. Z kolei nasuwa się przypuszczenie, iż niedobór składników mineralnych mógł być bezpośrednią przyczyną zakończenia wegetacji. Zwykle zjawiska te łączymy z procesami rozwojo-

Tabela 2 — Table 2

Sucha masa korzeni w gramach na wazon, procentowa zawartość azotu, fosforu i potasu w suchej masie korzeni oraz ilość N, P, K w korzeniach w miligramach na wazon

Dry weight of roots in grams per pot, the percentage of nitrogen, phosphorus and potassium in the dry matter of roots and absolute amounts of N, P, K in roots

Wiek roślin Age from planting	Sucha masa Dry weight g	N		P		K	
		%	mg	%	mg	%	mg
Dni — Days							
15	0,43	3,02	13	0,52	2,2	3,44	15
20	0,58	2,88	17	0,55	3,2	3,64	21
25	1,01	3,21	32	0,36	3,6	3,21	32
30	1,71	2,72	46	0,25	4,3	2,22	38
35	3,29	1,92	63	0,24	7,9	1,40	46
40	3,90	2,01	78	0,25	9,7	0,79	31
45	3,84	1,18	45	0,16	6,2	0,62	25
50	3,96	1,16	46	0,16	6,3	0,52	20
55	4,22	1,09	46	0,14	5,9	0,47	20
60	4,16	1,02	42	0,13	5,4	0,45	19
75	2,84	1,02	29	0,14	4,0	0,23	7

Tabela 3 — Table 3

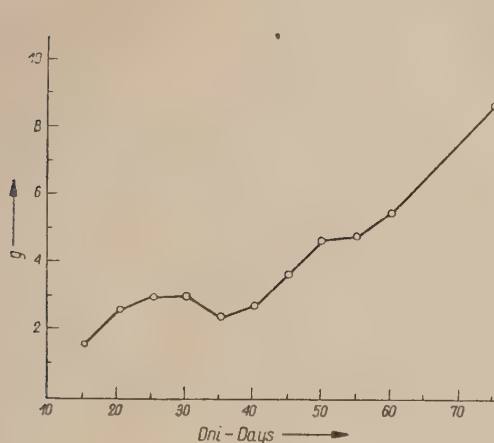
Ogólne ilości azotu, fosforu i potasu pobrane przez rośliny w miligramach na wazon

Absolute amounts of nitrogen, phosphorus and potassium absorbed by plants in mgs per pot

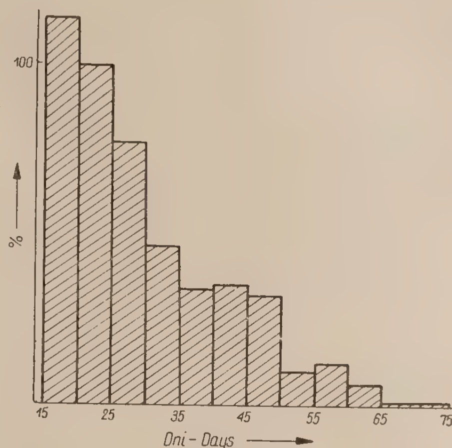
Wiek roślin Age from planting	N			P			K		
	pędy shoots	korzenie roots	razem total	pędy shoots	korzenie roots	razem total	pędy shoots	korzenie roots	razem total
Dni — Days									
15	40	13	53	4,2	2,2	6,4	—	15	—
20	84	17	101	8,2	3,2	11,4	92	21	113
25	163	32	195	13,2	3,6	16,8	193	32	225
30	238	46	284	17,7	4,3	22,0	276	38	314
35	280	63	343	21,0	7,9	28,9	320	46	366
40	287	78	365	26	9,7	35,7	340	31	371
45	295	45	340	33	6,2	39,2	392	25	417
50	314	46	360	35	6,3	41,3	418	20	438
55	306	46	352	37	5,9	42,9	410	20	430
60	303	42	345	40	5,4	45,4	418	19	437
75	339	29	368	38	4,0	42,0	414	7	421

wymi, jakie zachodzą w pędach, ale można zagadnienie odwrócić i postawić pytanie, czy to nie korzenie decydują o długości okresu wegetacyjnego?

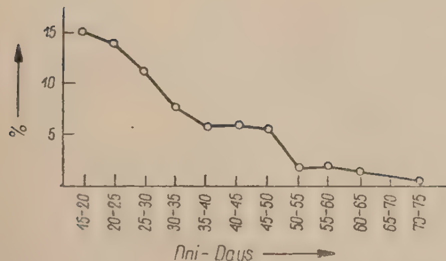
Niełatwo jest rozstrzygnąć, czy pobieranie składników mineralnych ustaje w wyniku zmian fizjologicznych, s t a r z e n i a s i ę i z a m i e r a n i a p ę d ó w, czy też wskutek s t a r z e n i a s i ę i z a m i e r a n i a



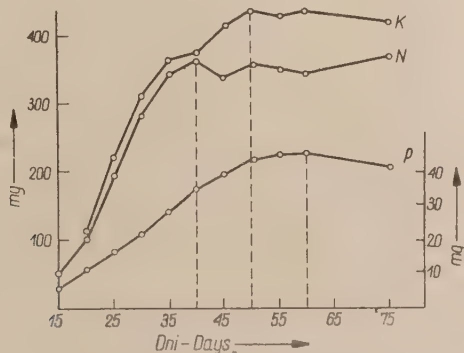
Ryc. 3. Stosunek suchej masy pędów do masy korzeni w różnym wieku roślin
Relation of dry weight of shoots to roots at different age of plants



Ryc. 4. Przyrost suchej masy pędów w procentach, przyjmując za 100 masę początkową dla każdego 5-dniowego okresu
Increase of dry weight of shoots in percent on the basis of initial dry weight (100) at each growth period (5 days)



Ryc. 5. Przyrost suchej masy pędów w procentach składanych
Increase of dry weight of shoots expressed in compound interest



Ryc. 6. Przebieg pobierania azotu, fosforu i potasu przez rośliny w ciągu wegetacji
Absorption of nitrogen, phosphorus and potassium at different age of plants

s y s t e m u k o r z e n i o w e g o. Odcięcie dopływu składników mineralnych i wody może wywierać ogromny wpływ na procesy starzenia i usy-

chania pędów oraz dojrzewania nasion. Natomiast zakończenie wzrostu u korzeni zależy chyba od zjawiska fotoperiodyzmu i ogólnych procesów metabolicznych w organizmie roślinnym.

STRESZCZENIE

Przeprowadzono dosyć dokładne badania wzrostu owsa i pobierania składników mineralnych. Rośliny sprzątano i analizowano co pięć dni, oznaczając suchą masę pędów i korzeni oraz zawartość azotu, fosforu i potasu (tab. 1).

Na podstawie tych danych obliczono szybkość wzrostu masy i szybkość pobierania składników mineralnych. Uzyskane wyniki wskazują, że wzrost systemu korzeniowego odbywał się tylko do początków rozwoju generatywnego roślin. Z ustaniem wzrostu korzeni ustało pobieranie azotu. Pobieranie potasu odbywało się o 10 dni dłużej niż azotu, a pobieranie fosforu o 10 dni dłużej niż potasu. Było to jednak pobieranie na ogół słabe.

Pobieranie składników mineralnych wiązało się ściśle ze wzrostem systemu korzeniowego i nasuwa się przypuszczenie, że niedobór składników mineralnych i wody może być bezpośrednią przyczyną zakończenia wegetacji i obumierania pędów. Można sądzić, że długość okresu wegetacyjnego jest regulowana przez korzenie w powiązaniu ze zjawiskami fotoperiodycznymi.

Zakład Fizjologii Roślin
Uniwersytetu Warszawskiego

Wpłynęło dn. 15.6.1960 r.

SUMMARY

Detailed observations were carried out on the growth and the absorption of mineral elements in oats. The plants were cropped and analysed every five days. The dry mass of the shoots and roots was weighed and determinations were made of the nitrogen, phosphorus and potassium contents (Table 1).

From the assembled data the rate of the mass increase and the absorption rate of the mineral elements was calculated. The assembled results indicate that the growth of the root system is continued only to the generative development of plants. When the growth of the root system stopped the absorption of nitrogen also ended. The absorption of potassium lasted 10 days longer than of nitrogen, and the absorption of phosphorus 10 days longer than of potassium. However, in this last stage the absorption of phosphorus was on the whole rather weak.

The absorption of mineral elements was strictly associated with the development of the root system and it seems that the deficiency of mineral elements and water may be the direct cause of vegetative growth stop and the dying of plants. It seems that the length of the vegetative period may be regulated by the roots, in connection with the photoperiodic phenomena.

LITERATURA

Adorján J., 1902, Die Nährstoffaufnahme des Weizens, Journ. f. Landw. 50:193.

Arendt N., 1859, Untersuchungen über einige Vorgänge bei der Vegetation der Haferpflanze, Landw. Vers. Stat. 1, 31.

Ballard L. A. T. and Petrie A. H. K., 1936, Physiological ontogeny in plants and its relation to nutrition. 1. The effect of nitrogen supply on the growth of the plant and its parts, Austral. J. exp. Biol. 14: 135—163.

Berry R. A., 1920, Composition and properties of oat grain and straw, J. Agric. Sci. 10, 359.

Blanck E., Giesecke F. u. Heukesthoven W., 1933, Ein vorlänfiger Beitrag zur Frage nach dem Verlauf der Nährstoffaufnahme des Hafers während seiner Vegetationszeit, Jour. f. Landw. 81, 91.

Blanck F., Giesecke F. u. Heukesthoven W., 1934, Zwieter Beitrag zur Frage nach dem zeitlichen Verlauf der Nährstoffaufnahme des Hafers, Jour. f. Landw. 82: 33.

Brenchley W. E., 1929, The phosphate requirement of barley at different periods of growth, Ann. Bot. 43: 89—110.

Burd J. S., 1919, Rate of absorption of soil constituents at sucessive stages of plant growth, J. Agric. Res. 18: 51—72.

Gericke W. F., 1925, Salt requirements of wheat at different growth phases, Bot. Gaz. 80: 410—425.

Gregory F. G., 1921, The increase in area of leaves and leaf surface of *Cucumis sativus*, Ann. Bot. 35: 93.

Haselhoff E., Hann F. u. Elbert W., 1931, Versuche über die Nährstoffaufnahme der Pflanzen, Landw. Vers. Stat. 111: 11—62.

Hoagland D. R., 1919, Relation of the concentration and reaction of the nutrient medium to the growth and absorption of the plant, J. Agric. Res. 18: 73—117.

Knowles F. a. Watkin J. E., 1931, The assimilation and translocation of plant nutritions in wheat during growth, J. Agric. Sci. 21: 612—637.

Korczewski M., 1929, Wachstum und Ertrag, Acta Soc. Bot. Pol. 6: 46—68.

Liebscher G., 1887, Der Verlauf der Nährstoffaufnahme und seine Bedeutung für die Düngelehre, Jour. f Landw. 35: 335—518.

Paterson J. W. a. Scott P. R., 1914, On the assimilation of soil constituents by oats, J. Dept. Agr. Victoria 12: 193.

Pember F. R., 1917, Studies by means of both pot and solution culture of the phosphorus and potassium requirements of the barley plant during its different periods of growth, Bull. 169, Agric. Exp. Stat. Rhode Island State Coll.

Petrie A. H. K., 1937, Physiological ontogeny in plants and its relation to nutrition, 3. The effect of nitrogen supply on the drifting composition of the leaves, Austral. J. exp. Biol. 15: 385—404.

Pfeiffer T. u. Rippel A., 1921, Über den Verlauf der Nährstoffaufnahme und Stoffverzeugung bei der Gersten — bezw. Bohnenpflanze, Jour, f. Landw. 69: 137.

Quitzau G., 1932, Nährstoffaufnahme bei Wintergetreide, Kühn-Archiv 30: 319—342.

Rackmann K., 1935, Über Beziehungen zwischen Pflanzenwachstum, Boden und Nährstoffverhältnis in der Düngung I, Pflanzenern., Düng., Bodenkunde 40: 148.

Rackmann K., 1936, Über Beziehungen zwischen Pflanzenwachstum, Boden und Nährstoffverhältnis in der Düngung II, Pflanzenern., Düng. Bodenkunde 41: 313.

Remy T., 1896, Der Verlauf der Stoffaufnahme und das Düngerbedürfnis des Rogens, Jour. f. Landw. 44: 31.

Rippel A. u. Meyer R., 1933, Weitere Untersuchung über das Ertragsgesetz bei Pflanzen, Pflanzenern., Düng., Bodenkunde 27 A: 257.

Schlesier W., 1932, Die Nährstoffaufnahme bei Sommerfrüchten, Kühn-Archiv 30: 141—161.

Stahl A. L. a. Shive J. W., 1933, Studies on nitrogen absorption from culture solutions: I Oats, Scil Sci. 35: 375.

Tujeva O. E., 1929, Issliedovanije nad usvojenijem fosfornoj kisłoty jaczmieniem v vodnoj kulturie, Bull. Int. Rech. Biol. et Sta. Biol. Univ. Perm. 6: 261

Strebeyko P., 1934, Wpływ fosforu na rozwój owsa i na pobieranie składników mineralnych (PNS) w różnych okresach wegetacji, Acta Soc. Bot. Polon. 11: 213—237.

Wagner H. 1932, Zum Wachstumverlauf verschiedener Getreidearten, insbesondere von Hafer, Pflanzern., Düng. Bodenkunde 25 A: 48.

Wilfarth H,, Rómer H. u. Wimmer G., 1906, Über die Nährstoffaufnahme der Pflanzen in verschiedenen Zeiten ihres Wachstums, Landw. Vers. Stat. 63: 1.

Wiliams R. F., 1936, Physiological ontogeny in plants and its relation to nutrition. 2. The effect of phosphorus supply on the growth of the plant and its parts, Austral. J. exp. Biol. 14: 165—185.

Wiliams R. F. 1938, Physiological ontogeny in plants and its relation to nutrition, 4. The effect of phosphorus supply on the total-, protein-, and soluble-nitrogen contents, and water content of the leaves and other plant parts, Austral. J. exp. Biol. 16: 65—83.

Zade A., 1918, Der Hafer, Jena 1918.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

The response of the different parts of the cell elongation zone in root to external β-indolylacetic acid

by

Z. HEJNOWICZ

The problem dealt with in this paper has arisen in connection with Burström's (1957) theory of root elongation. According to this theory the manner of the response of the elongating cell in the root to β-indolylacetic acid (IAA) depends on the developmental phase of the cell.

Burström distinguished two phases of elongation: in the first elongation was favoured and in the second retarded by IAA.

As is known root cells cease to elongate at a certain distance from the tip. There must be, thus, a level in the root corresponding to the final moment of cell elongation and so to the end of the second phase postulated by Burström. Since the phase ends at a definite distance from the tip, it must also begin at certain distance from the tip. It seems therefore that in the root there may be zones corresponding to Burtström's elongation phases and with analogical properties. Within one zone elongation would be stimulated by IAA and within the other, situated further away from the tip, IAA would inhibit elongation.

In the literature on the influence of IAA on the growth of various parts of the root (Fiedler 1936, Goodwin 1959) the present author has found no data confirming the above supposition. On the contrary, the available experimental results indicate that the response to IAA has the same character throughout the elongation zone consisting in the inhibition of elongation. However, differences have been recorded in the sensitivity of various parts of the elongation zone. The results that Goodwin obtained by photographing the surface of growing *Phleum* roots show that the most sensitive to IAA is the basal part of the elongation zone. With the rise of the IAA concentration the length of the zone in which growth is inhibited increases. This result can be conformable with Burström's theory when only the second phase of cell growth is considered. However, there is no indication in Goodwin's report that nearer the tip there is a zone responding to IAA by more rapid growth.

The present report describes the response of wheat roots to different concentrations of IAA and discusses the arising implications from the viewpoint of B u r s t r ö m's theory.

MATERIAL AND METHOD

The observations were made on roots of intact seedlings of wheat var. *Eroica* Weibull. Soaked seeds were germinated in the way described in an earlier report (H e j n o w i c z 1959) at 20°C. The seedlings were planted into the holders of culture vessels made from transparent perspex (ten plants per vessel) 24 hours after germination. The vessels were then placed in front of a 40 W daylight fluorescent tube (fig. 1).

The nutrient solution was: KNO_3 10^{-3}M, $Ca(NO_3)_2$ 2×10^{-3}, KH_2PO_4 10^{-3}M, Na_2HPO_4 2.5×10^{-4}M, $MgSO_4$ 5×10^{-5}M, Fe-versenate 2×10^{-5}M. The

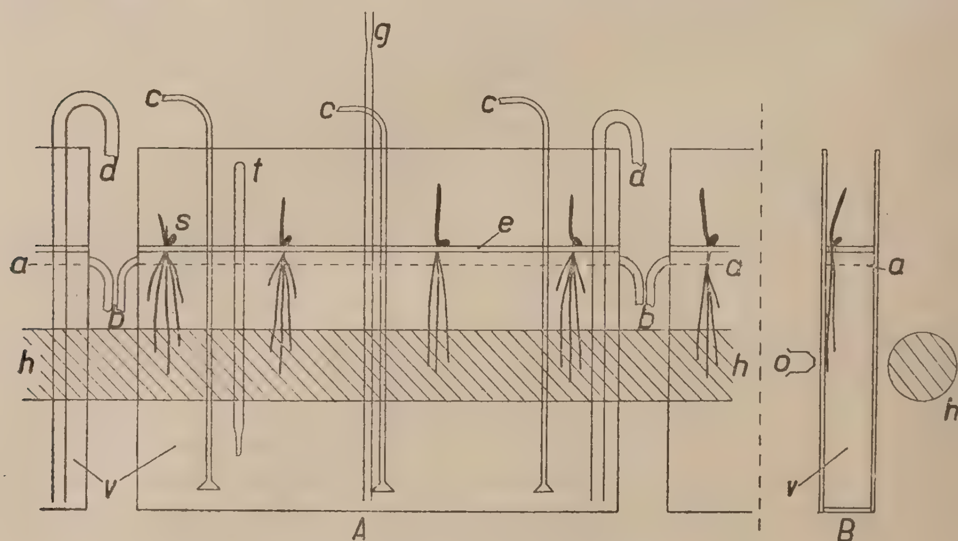


Fig. 1. Schematic diagram of the experimental equipment: *A* — front view; *B* — side view; *V* — culture vessel. *a* — surface of nutrient; *b* — tubes for leading away excess of nutrient; *c* — tubes for bubbling air; *d* — siphon for emptying the vessel; *e* — holder with openings; *g* — tube feeding the nutrient to the vessel from the reserve tank; *h* — 40 W fluorescent tube; *o* — objective of horizontal microscope; *s* — seedling; *t* — thermometer

nutrient was well aerated by continuously bubbling air through the solution in the culture vessels. The temperatures of the solution and the air were 22.5 and 23°C respectively, and were kept constant during the culture period. After 24 hours the nutrient was renewed; the fresh nutrient had the same temperature and the same composition.

The seedlings grew in four similar vessels placed in front of

a fluorescent tube in a stream of air from two ventilators. The ventilation was provided to avoid local differences of temperature. On the fourth day after germination (about 40 hours after planting the seedlings in the vessels) the first photographs of the surface of selected roots growing vertically near the front wall of the vessel were made. A horizontal microscope with a camera was used. It is to be stressed that during the time the photographs were made the conditions in which roots grew remained unchanged, except that the stream of bubbles was stopped for about 5 minutes in the photographed vessel. In each vessel three roots were chosen for photographing. Each root was photographed with a sequence of 6 overlapping pictures using 36 mm. Adox KB film. the exposure time being 1 sec. The roots were photographed in rotation so that every root was photographed again at intervals of about 30 minutes. The time when the photographs were made was recorded in each case.

The aim of the photographs was to assemble data for determining the growth rate of various parts of the root. The first three sequences of photographs were intended to determine the normal rate of growth. Then the nutrient was changed. The new nutrient had the same composition, temperature, and degree of aeration, but contained additionally a freshly prepared solution of IAA. Three concentrations of IAA were applied: 2×10^{-9} M, 3×10^{-8} M, and 2×10^{-7} M, each concentration in a different vessel. In the fourth vessel the nutrient after the exchange contained no IAA. For exchanging the nutrient the old solution was siphoned off and then the fresh solution was poured into the vessles. After the exchange of solutions the roots were photographed every 30 minutes for another 6 hours. In the vessel where the concentration of IAA was 2×10^{-7} M the roots were photographed once again 14 hours after the application of IAA.

At the time the photographs were made a continuous flow of the nutrient was maintained through the culture vessel from a container placed at a higher level. The rate of the flow was 0.7 litres an hour.

Photographic enlargements 76 $\times$ were matched to reconstruct the root surface photographed at a given moment. There were always some characteristic points of the cell wall net present on all the photographic reconstructions of a root which made possible the determination of the elongation rate in different parts of the root.

Not all the roots chosen for observations grew straight enough throughout the experiment to be suitable for photography. The number of roots for which complete results were obtained was 3 in the 2×10^{-9}M concentration of IAA, 2 in the 3×10^{-8}M concentration, 3 in the 2×10^{-7}M concentration, and one in the control nutrient where the IAA concentration was 0.0.

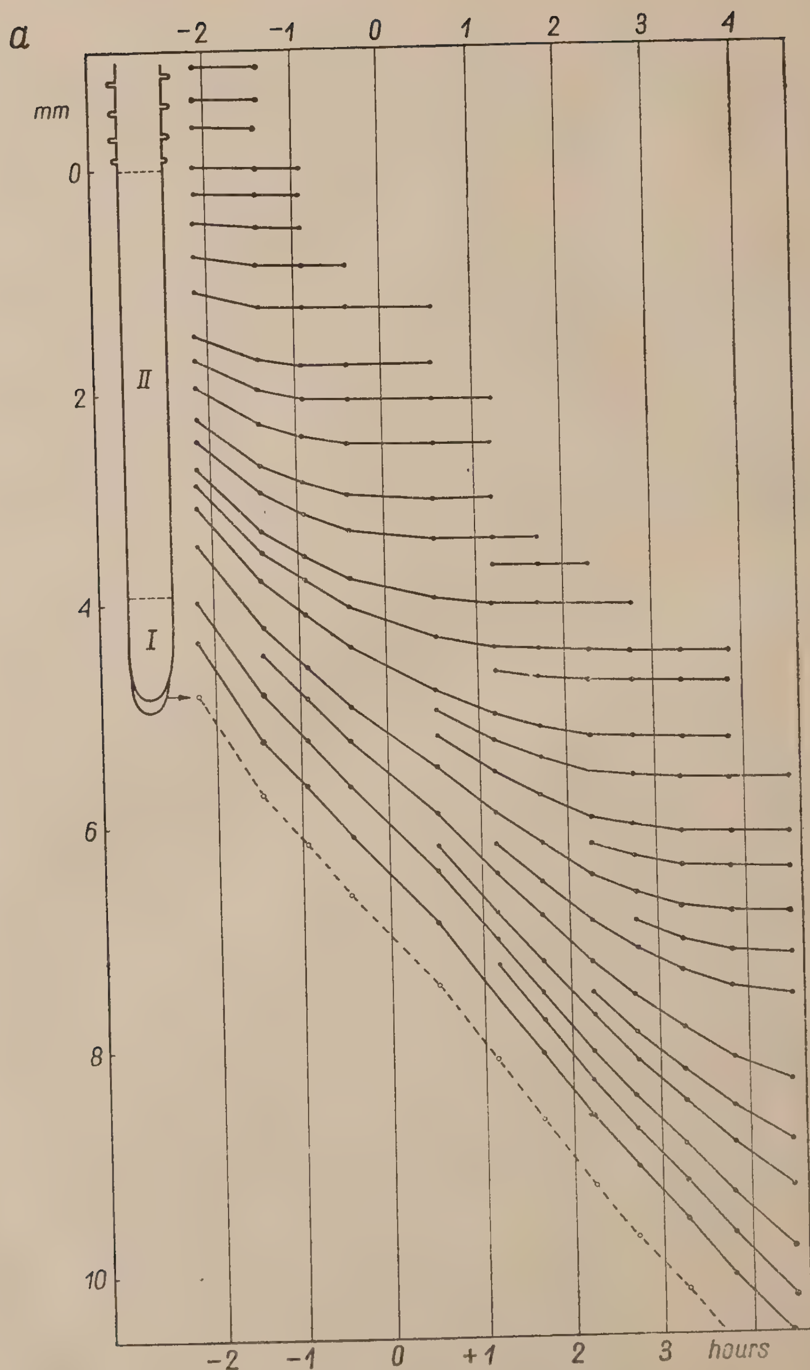
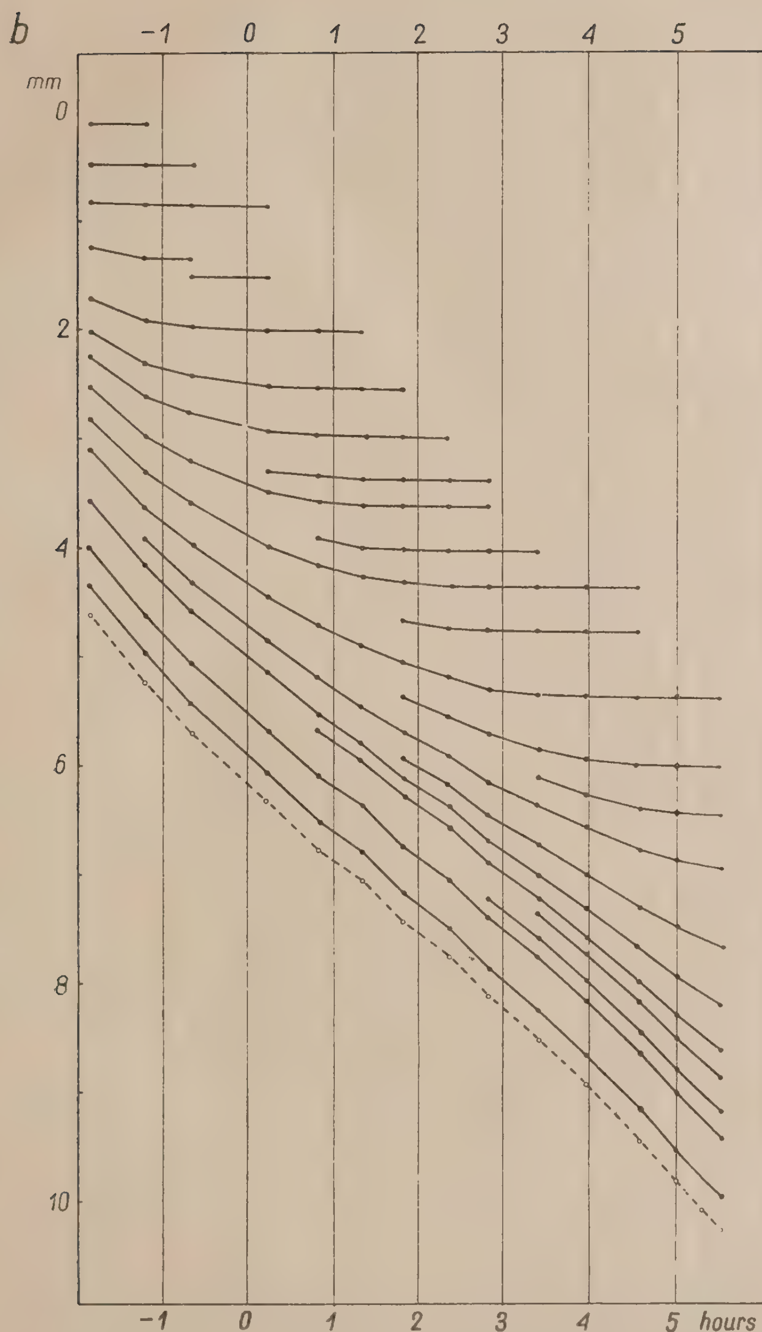


Fig. 2. Lines of the displacements of various points on the root with regard to the fixed base. Vertical axis — distance in mm., horizontal axis — time in hours. The exchange of the nutrient was assumed as 0 time. Before exchange the normal nutrient was used. After exchange: diagram *a* — normal nutrient; diagram *b* — nutrient + 2 × 10^{-9}M IAA



The extrapolated sections of lines and the lines corresponding to the displacement of the blunt apical point are marked by broken lines. The schematic diagram on the left side of the graph *a* shows the root tip drawn to scale with the graph and in the position corresponding to the original position of the points on the root. *I* — zone of cell divisions, *II* — elongation zone

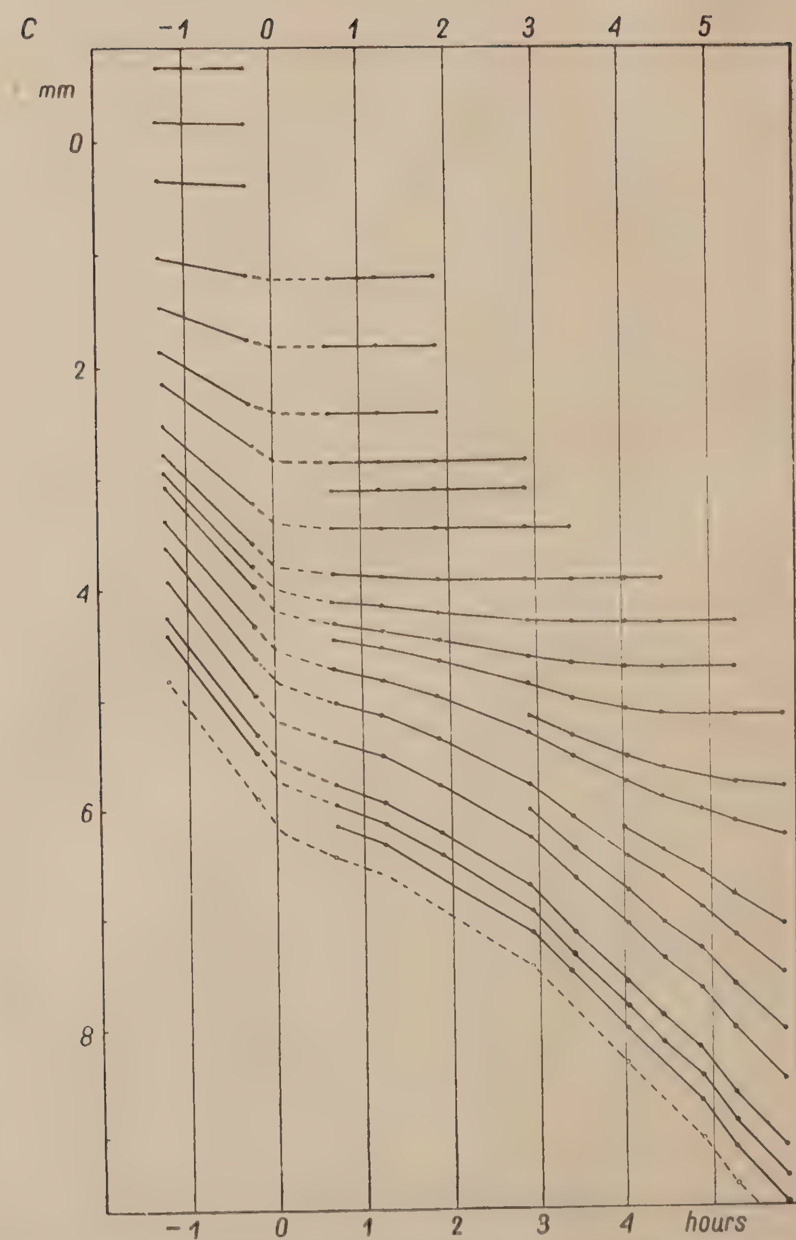
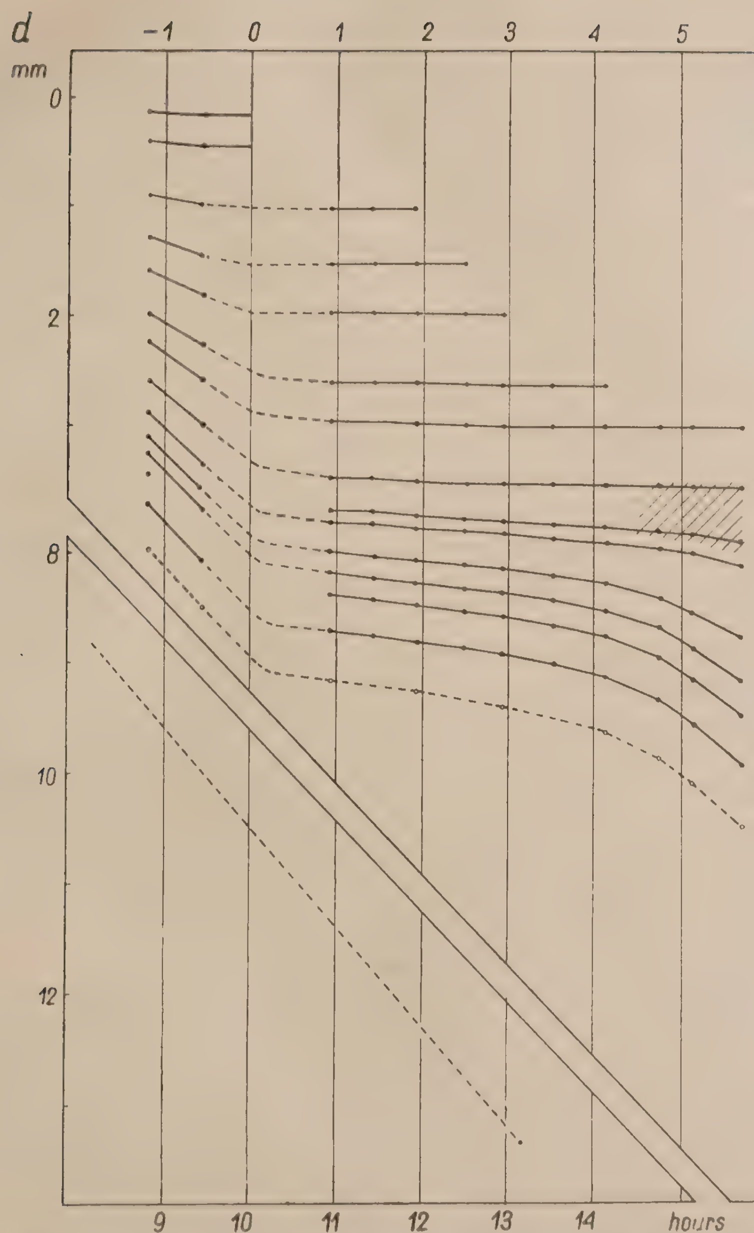


Fig 3. The same as fig. 2, but: c — 3×10^{-8}M IAA; d — 2×10^{-7}M IAA. The area of



oblique lines on graph *d* corresponds to the part of the root where the swelling is formed

RESULTS

The manner in which roots grew in various IAA concentrations is illustrated in a general way by the graphs in figs. 2 and 3. The graphs represent the lines of displacements with time of various points on a root with regard to the immobile root base. Obviously, the displacement of the points situated near the tip is the greatest, whereas the points which have already left the elongation zone are not displaced.

The total rate of root growth in the nutrieht without IAA is about 1 mm. an hour and the length of the zone of growth is about 5 mm., of which about 0.8 mm. corresponds to the cell division zone (this last figure was obtained in an earlier investigation, H e j n o w i c z 1959). The remainig 4.2 mm. correspond to the elongation zone. As is to be seen on the graphs, the two higher concentrations of IAA have a retarding effect on the elongation of roots, though the retarding influence is differently pronounced for different concentrations. The inhibition of growth caused by supplying IAA lasts a rather short time. In the IAA concentration of 3×10^{-8}M the recovery of the growth rate is complete within about 3 hours and in the concentration of 2×10^{-7}M it is nearly complete within 6 hours.

When the lines of the displacements of the points on the roots growing in IAA concentrations of 3×10^{-8} and 2×10^{-7}M are examined carefully it is to be seen that there are differences in the response of various parts of the elongation zone. The lines connecting the points in the basal part of the elongation zone bend to the horizontal directly after IAA was added and they do not go down again at the time of the recovery of the growth rate, or their down ward trend is very slight (in the concentration of 3×10^{-8}M). The increase of the growth rate at the time of the recovery consits in the growth of the apical part of the elongation zone where growth when IAA was added was still slow.

To obtain more information about the response of the root to IAA the length of the particular segments (consisting of the given group of cells) of the root as a function of time as well as the growth rate in different distances from the tip in successive phases of the experiment have been calculated. For the first purpose the root has been „divided" into segments 0.5 long in moment of the change of the nutrient solution (the application of IAA) and the lengths of such defined segments were then plotted against time. The data are presented on Fig. 4. As is to be seen IAA has little influence on growth of the segment which at the moment of nutrient change was located between 0.5 and 1 mm from the tip. In futher away from the tip located segments IAA (higher concentration of it) caused immediately distinct inhibition or retardation of growth. This effect (inhibition or retardation of growth) was tempo-

rary in segments which at the moment of IAA (10^{-8} M and 10^{-7} M) application were located in apical part of the elongation zone and was irreversible (irreversible inhibition of growth) in segments located at this moment in the basal part of the elongation zone. The length of irreversibly inhibited part of the elongation zone and the rate of adaptation to IAA in apical part of elongation zone depended on IAA concentration — were longer and lower respectively in the highest of used concentrations of IAA.

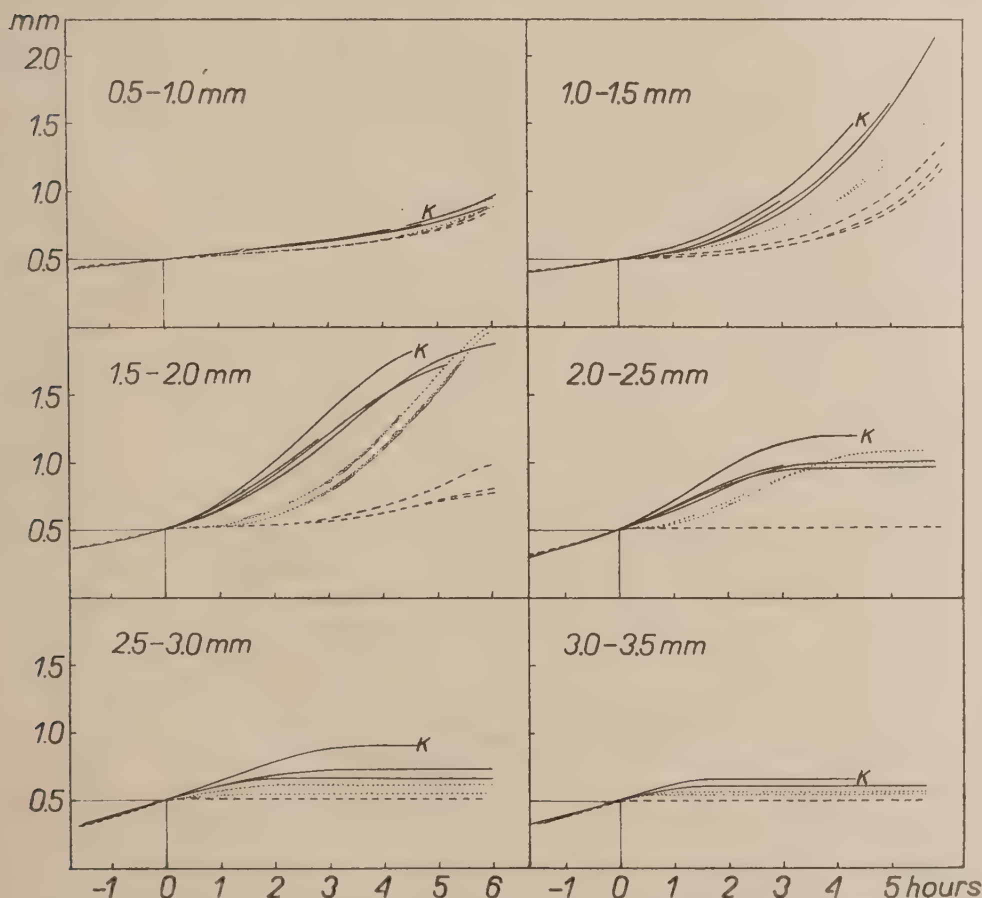


Fig. 4. The courses of growth of different root segments distinguished on the photographic series and which at the moment of nutrient change (0 time) were all 0.5 mm long. On one graph the courses of growth of segments situated with respect to the tip in the same way at 0 time are showed. The position at 0 time is given by the figures in left corner of the graph. Continuous lines correspond to the segments from roots growing in normal solution (the line marked with K) and in solution containing 2×10^{-9}M IAA.: Dotted lines and broken lines correspond to segments from roots growing in solution with 3×10^{-8} and 2×10^{-7} M IAA respectively.

To obtain the picture of effect of IAA on distribution of elongation rate in the root the following calculations have been made. The increment of the distance $\triangle l$ between two points separated by the distance l (about 0.2 mm.) is calculated by comparing two consecutive series of photographs of zone root. When $\triangle l$ is divided by the mean of the distances l at the time the two series of photographs were made and the results is recalculated to one hour and then multiplied by 100, the relative elon-

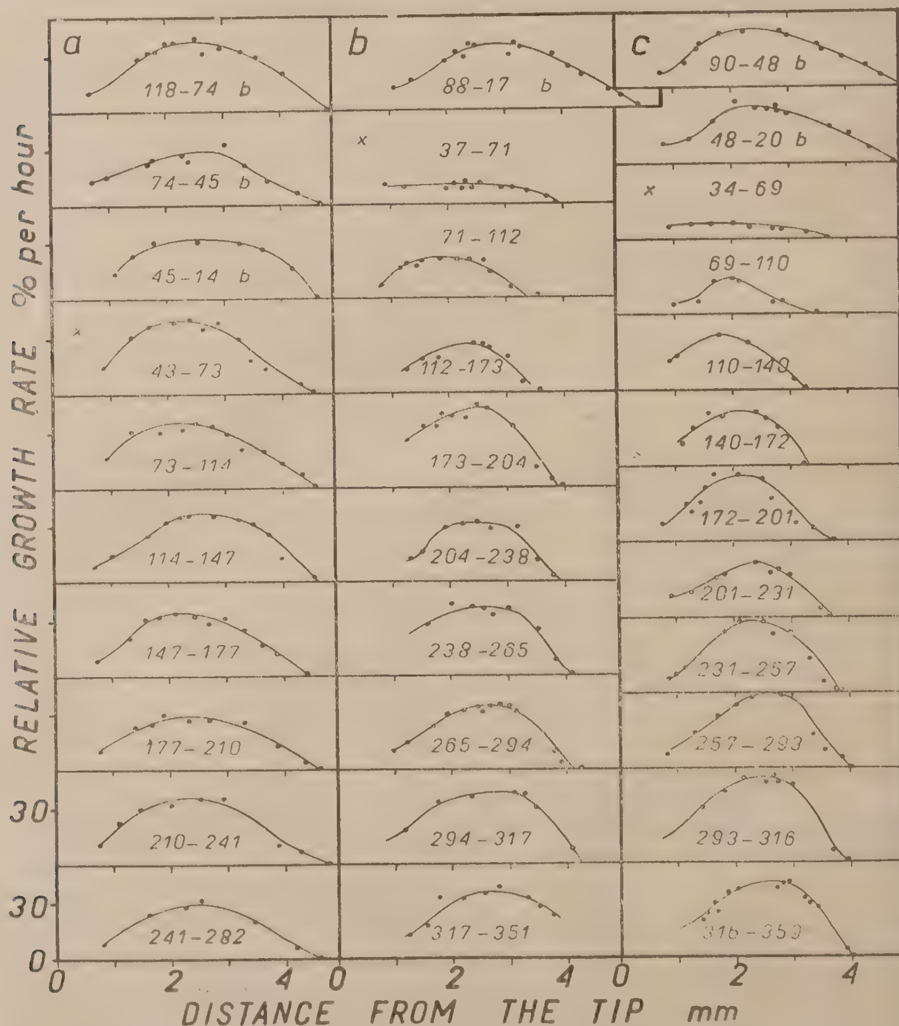


Fig. 5. Relative growth rate per cent per hour plotted against distance from the tip in successive intervals of the experiment. The intervals (given in minutes on graphs) before the exchange of the nutrient are marked with the letter *b*, the first interval after the exchange is marked with *x* in the left hand corner of the graph: *a* — nutrient without IAA; *b* and *c* — after exchange, nutrient + 3×10^{-8} M IAA

gation rate of the section 1 of root is obtained, expressed in percentages per hour of the length of the growing part. It is to be stressed that for the calculations only those pairs of points separated by the distance l were used which were situated on one photograph in each of the consecutive series. In this way the possible source of error caused by the inaccurate matching of the photographs from one series was eliminated.

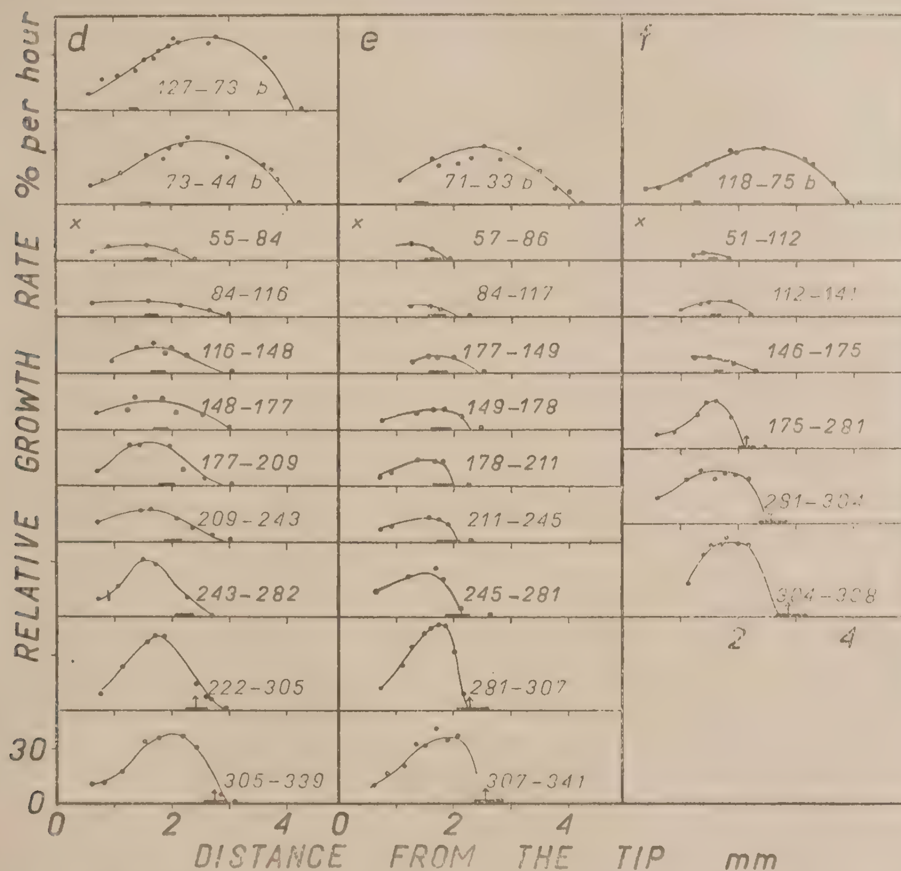


Fig. 6. The same as fig. 4, but the culture solution after exchange contained 2×10^{-7}M IAA. The heavy line along the x-axis marks the section of the root where the swelling will form. The vertical arrow marks the developing swelling

The relative rate of elongation of the region l is subordinated to the average distance from the tip to the middle of this region during the period of time under consideration; in this way the graphs in figs. 5, 6, and 7 have been obtained.

As is to be seen even in the nutrient without IAA there are some variations in the growth of the root. This variation is apparent in the control root (fig. 5a) for which the curve reflecting the relative rate of

growth has a different height and a different shape at various periods. Although, the variation might be caused by errors in the determinations of the relative elongation rate, it is also very probable that the variation actually exists. However, the variation of the growth rate of the control root is very small as compared to the differences caused by IAA when its concentration is of the order of 10^{-8} and 10^{-7}M.

The concentration 2×10^{-7}M of IAA (fig. 6d-f) inhibits completely the growth in the basal part of the elongation zone, at least from the middle

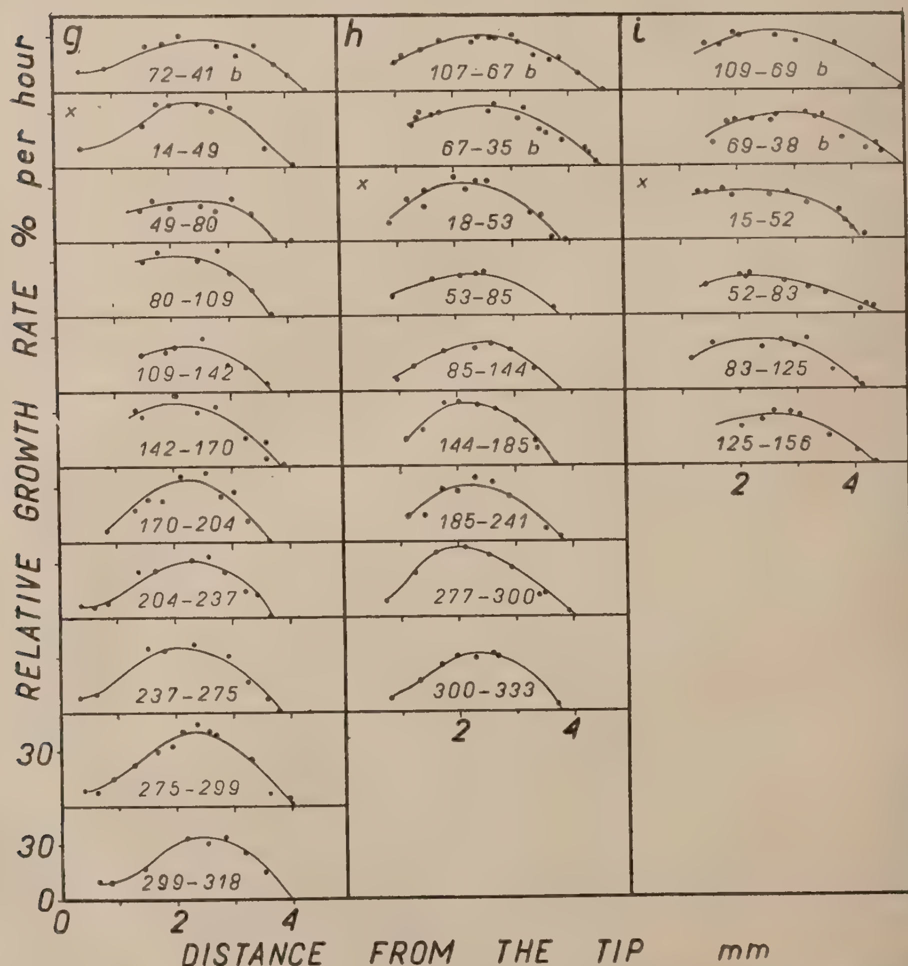


Fig. 7. The same as fig. 4, but the culture solution after exchange contained 2×10^{-9}M IAA

of this zone, and considerably reduces the rate of growth in the apical part of the zone. The retardation of growth in the region of the first

millimetre of the elongation zone (the second millimetre of the root) is temporary, and 2 hours after IAA was applied the rate growth begins to increase gradually. The root section which will later be transformed into the characteristic swelling is situated at first more or less in the middle of the zone where the rate of growth increases. After some time this section of the root is no longer situated in the middle of the new elongation zone but in its basal part. This means that the recovery of the elongation does not spread to cells situated more basal in the root, and that the elongation in the region on the basal side of the future swelling ends rapidly. About 3 hours after the application of IAA the growth rate in the second millimetre of the root assumes the original value for this region of the root. However, the rate of growth continues to increase further beyond the original value. Consequently the curve representing the relative rate of elongation after adaptation to IAA is much steeper than before IAA treatment.

About 5 hours after the application of IAA a swelling of the root begins to be visible on the basal end of the new elongation zone. When the photographs made 5 and 14 hours after the application of IAA are compared it is to be seen that the transversal growth leading to the formation of the swelling lasts a short time. After 14 hours the swelling is not much thicker than after 5 hours. The diameter of the completely developed swelling is about 10 per cent greater than the diameter of the root. The length of the swelling along the root is about 0.5 mm. Its characteristic trait is that it is covered by dense root hairs.

IAA at the concentration of 3×10^{-8}M (fig. 5 b, c) causes the complete and irreversible inhibition of growth in the basal part of the elongation zone, reducing its length by about 1—1.5 mm., and a strong but brief reduction of the growth rate in the other part of the zone. Only in the most apical part of the elongation zone the growth rate, still very low at the time IAA was supplied, remains more or less unchanged at this concentration of IAA. The inhibition of growth at the end of the elongation zone is irreversible, but in the remaining part of the zone the recovery of the growth rate begins already an hour after the application of IAA. The length of that part of the root in which the recovery of the elongation rate takes place is greater than in the IAA concentration discussed above.

It is characteristic that, in spite of the intensively renewed growth, the new elongation zone after 6 hours of the experiment ended at distance 4 mm. from tip though during this time the increment of length of the root was about 4 mm. This means that IAA constantly retards the growth of cells which have moved to a certain distance from the tip.

In this concentration of IAA the distribution of growth in the apical part of the elongation zone after the recovery of the elongation rate is

the same as before IAA treatment. The concentration was probably too low to stimulate the elongation rate in the apical part.

In the lowest of the applied concentrations of IAA (fig. 6) only a shortening of the elongation zone takes place, i. e. growth is inhibited in the basal part of the zone. In this case also the shortening of the elongation zone is maintained throughout the time of the observations.

The conclusion to be reached from what has been said above is that the response of roots to higher IAA concentration can be divided into two stages. In the first stage the elongation rate is reduced and in the case of the 2×10^{-7}M concentration this applies to the whole length of the elongation zone. The differences between the various parts of the elongation zone in this stage consist only in the various degrees of the retardation of growth. In the second stage qualitative differences between the apical and the basal parts of the elongation zone appear. The apical part has the ability to recover from the initial inhibition of growth, and when the concentration of IAA is 2×10^{-7}M even a certain stimulation of the growth rate is manifested, whereas in the basal part growth is irreversibly inhibited. It is noteworthy that the recovery of growth in the highest of the applied IAA concentrations is due to that short part of the elongation zone which, at the time IAA was applied, bordered on the cell division zone and still grew very slowly.

DISCUSSION

The present work has been undertaken in connection with Burström's theory, thus its results must be discussed first of all from the standpoint of this theory.

According to Burström the phases of cell elongation differ, among other things, by the response to IAA, the difference being defined as follows: in the first phase IAA stimulates and in the second it inhibits elongation. The zones of the root corresponding to these phases should differ in the same way as the phases.

In the course of the present experiments no alleged differences between the various parts of the elongation zone have been observed during the first direct response to IAA. Throughout the whole length of the zone reacting to IAA the first response was the inhibition of elongation. It is true, however, that the inhibition was smaller at the apical end of the elongation zone. The same trend in the response to IAA throughout the length of the elongation zone is maintained only during the first stage of the response. After a certain time differences between the apical and the basal parts of the elongation zone appear. These differences fully correspond to the postulates of Burström's theory. In the basal region of the elongation zone the inhibition of elon-

gation is permanent, while in the apical one the recovery of elongation takes place, and in higher IAA concentrations the recovery even leads to higher elongation rates than the original rate in this region of the zone. The circumstance that the curve representing the relative rate of growth in the renewed elongation zone is steeper than before the application of IAA is of a great significance for B u r s t r ö m' s theory. At the same time the elongation zone is shorter. The differences in the distribution of growth cause corresponding differences in the course of cell growth (H e j n o w i c z, B r o d z k i 1960). It is, thus, clearly apparent that the change in the distribution of growth caused by IAA must be accompanied by an increase of the growth rate of cells in the first stage of their elongation and the shortening of the elongation time, i. e. the shortening of the second phase of cell growth. This is in agreement with B u r s t r ö m' s theory.

In the experiments here reported the adaptation of roots to IAA was very rapid. A similarly rapid adaptation had been observed in preliminary experiments. The age of the roots as well as the applied IAA concentration have undoubtedly much significance for adaptation, since, as was demonstrated by B u r s t r ö m (1957), the sensitivity of the root to IAA decreases during the development of the seedlings regardless of whether IAA was supplied or not. In his report B u r s t r ö m presents data from which it results that one day the roots of seedlings a few days old responded strongly to IAA of the concentration 10^{-7}M and did not react at all the next day (in the test with the length of epidermal cells). In the present experiment the IAA concentrations were on the boundary of root sensitivity. If the influence of IAA was determined from measurements of the daily increment of root length it would be so small that it could easily be overlooked.

The possibility of an equally rapid and complete adaptation of the root in wheat to IAA of the concentration 5×10^{-7}M is also indicated by the results reported by E k d a h l (1953), though in his later experiments (1957) the adaptation was slower and incomplete.

In connection with the question of adaptation it is to be stressed that adapted roots, resembling control roots so far as the total elongation rate is concerned, grow in a different way, which was already pointed out by B u r s t r ö m (1957).

It also is noteworthy that only those cells become adapted to higher concentration of IAA which either had just left the cell division zone or were still in this zone at the time IAA was applied.

Moreover, mention must be made of the fact that these cells compose the same part of the root apex which, in P i l e t's and G a l s t o n's (1955) experiments with roots of lentil, was characterized by a marked increase of IAA oxidase activity under the influence of external IAA or dichlo-

rophenol. In the experiments of those workers the treatment with IAA caused a drastic increase of the activity of IAA oxidase (through the enhanced production of peroxides) in the apical part of the root. In the remaining part of the apex the IAA oxidase activity, high even under normal conditions, did not undergo major changes. This means that oxidase activity was shifted in the apical direction. According to Pilet and Galston the activity of IAA oxidase is a factor regulating the elongation of root cells by chaging the amount of IAA. The shift of the oxidase activity towards the tip would thus cause an earlier beginning of elongation, and the greater IAA oxidase activity in the cells coming out from the cell division zone would make their growth possible even in the presence of external IAA. The facts here reported fit well into this pattern. It also seems that the interpretation of the adaptation mechanism based on the changes in the activity of IAA oxidase can be reconciled with Burström's theory, even when all the objections against such an interpretation of adaptation raised by Burström himself (1957) are accounted for.

The swelling of the root formed in IAA concentrations of the order of 10^{-7}M also necessitates some coments. As is known the swelling is caused by the transversal growth of cortical cells (Cholodny 1932, Levan 1939), while the present experiments indicate that it develops at the boundary between the zone of inhibited growth and the zone where adaptation takes place. The transversal growth of cortical cells takes place when the elongation of the root section under consideration stops, i. e. when the growth of the cells from the central cylinder has finally ended (since these cells take no part in the formation of the swelling). The situation at this moment seem to be as follows: the cortical cells still grow transversally, whereas the growth of the cells of the central cylinder is already ended. The supposition, therefore, arises that the swelling corresponds to a shift of the boundaries between zones reacting differently to IAA in different types of cells. The cells from the cortex of the swelling would thus belong to the zone in which the recovery of the growth rate takes place; the boundary of the zone for that type of cells would be situated on the basal side of the swelling. Analogically, the central cylinder inside the swelling would belong to the zone with irreversibly inhibited growth and in the cylinder the boundary of the zone would be on the apical side of the swelling.

SUMMARY

For the experiments IAA concentrations making possible a rapid and complete adaptation of wheat roots to IAA were used. It has been found that in the response of the elongation zone to IAA two stages can be distinguished. In the first stage which starts immediately after IAA application the response consists in the inhibition of elongation. During this stage the differences between the response of various parts of the elongation zone are only quatitative; the sensitivity to the inhibitory influence of IAA on elongation increases with the distance from the tip.

In the second stage of the response qualitative differences between the apical and the basal parts of the elongation zone appear. In the apical part the recovery of elongation and, in the strongest of the applied concentrations, even a stimulation of the relative elongation rate take place in the presence of IAA. On the other hand the inhibition in the basal part remains irreversible. The boundary between these two parts depends on the IAA concentration and shifts towards the tip with an increase of the concentration. In higher IAA concetrations a swelling is formed on the root at the boundary between the two parts of the elongation zone.

The observed changes in the distribution of growth under the influence of IAA are in good agreement with Burström's theory on the existence of two phases in the elongation of cells which differ by their response to IAA.

The experimental part of this work was performed at the Department of Plant Physiology, University of Lund. The author wants to express his gratitude to Professor Hans Burström for valuable criticism.

Department of Plant Anatomy and Cytology
University of Wroclaw
(Enthered: 15.4.1960)

REFERENCES

Burström H., 1957a, Auxin and the mechanism of root growth. Symposia of The Society for Experimental Biology. Nr XI, The biological action of growth substances.

Burström H., 1957b, On the adaptation of roots to β-Indolylacetic acid, Physiol. Plant. 10: 187—197.

Cholodny N., 1931, Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons, Planta 14: 207—216.

Ekdahl I., 1953, Studies on the growth and the osmotic conditions of root hairs. Symbolae Bot. Upsalienses 11: 1—82.

Ekdahl I., 1957, The effects of Indole-3-acetic acid and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on the elongation rate of root hairs and roots of intact wheat seedlings. Physiol. Plant. 10: 112—126.

Fiedler H., 1936, Entwicklungs- und reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen, Zeit. f. Bot. 30: 385—435.

Goodwin R. H., 1959, The celular pattern of growth in *Phleum* roots as reveled by photomicrographic records, Paper presented on IX Intern. Bot. Congress in Montreal.

Hejnowicz Z., 1959, Growth and cell division in the apical meristem of wheat roots, Physiol. Plant. 12: 124—138.

Hejnowicz Z. & P. Brodzki, 1960, Growth of root cells as function of time and position in the tip. Acta Soc. Bot. Pol. 29: 625—644.

Levan A., 1939, Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances, Hereditas 25: 87.

Pilet P. & A. Galston, 1955, Auxin destruction, peroxidase activity, and peroxide genesis in the root of *Lens culinaris*, Physiol. Plant. 8: 888—897.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Wpływ gibereliny na zawartość węglowodanów w epikotylach grochu

The influence of gibberellin on the carbohydrates content in peas epicotyls

W. MACIEJEWSKA-POTAPCZYKOWA, T. WILUSZ, H. ŁUKASIAK

WSTĘP

Mechanizm działania giberelin nie jest jeszcze całkowicie wyjaśniony, a dotychczasowe wyniki badań tego zagadnienia prowadzą często do sprzecznych konkluzji, szczególnie jeśli chodzi o kwestię, czy związki te są tylko czynnikami wpływającymi na wydłużanie się komórek, czy również są stymulatorami ich podziałów.

Wyniki dawniejszych prac nad mechanizmem działania giberelin (Yabutta i Hayashi 1939 a, b, Hayashi 1953 i Yamaki 1957 — cytowani przez Greulacha 1958; Brian 1954, Sumiki 1952, Kato 1953, Stowe i Yamaki 1957 — cyt. przez Stowe 1960) wskazywały raczej, że gibereliny wywierają wpływ tylko na wydłużanie się komórek.

Badania jednak innych autorów nad fizjologicznym działaniem tych związków (Sachs i współpr. 1957, 1959, Bradley i Crane 1957, Schroeder i Spector 1957, Gattrige i Thompson 1958, Greulach i Haesloop 1958, Humphries 1960, Nickel 1958) wskazują wyraźnie, że gibereliny działają na wydłużanie się łodyg poprzez stymulację podziałów komórek międzywęźli.

Celem niniejszej pracy było przebadanie wpływu gibereliny na zawartość składników błon komórkowych: pektyn i celulozy. Zmiany bowiem w zawartości tych związków wyjaśniłyby może rolę gibereliny, jaką mogłaby ona odgrywać w procesie zwiększania się długości komórek bądź w przyspieszaniu cytokinezy.

Wpływ gibereliny porównywano z wpływem kwasu β-indolooctowego. Porównanie zmian w zawartości składników błon komórkowych roślin stymulowanych gibereliną i kwasem β-indolooctowym, jako stymulato-

rem przyrostu długości komórek, mogłoby przyczynić się do wyjaśnienia tego zagadnienia. Porównywano również wpływ giberelin i wpływ światła na zawartość pektyn i celuloz.

MATERIAŁ I METODYKA BADAŃ

Materiał badań nad działaniem omawianych substancji wzrostowych stanowiły etiolowane epikotyle grochu, które w poprzednich naszych doświadczeniach (Maciejewska-Potapczykowa i Łukasiak 1959) silnie reagowały na działanie kinetyny i kwasu β-indolooctowego znacznymi przesunięciami w zawartości węglowodanów poszczególnych grup. Kosztem jedno- i dwucukrowców zwiększała się zawartość wielocukrów: skrobi oraz polisacharydów, wchodzących w skład błon komórkowych przede wszystkim błonnika.

Do frakcjonowania cukrowców w badanym materiale posługiwano się opisaną przez Biełozierskiego (1954) metodą oznaczania 5 grup węglowodanów w jednej odważce. Schemat tej metody, oparty na różnych właściwościach fizycznych i chemicznych węglowodanów, opisaliśmy szczegółowo w cytowanej już wyżej pracy (Maciejewska-Potapczykowa i Łukasiak 1959).

Przy oznaczaniu węglowodanów poszczególnych frakcji posłużono się metodą Hegedorna-Jansena.

OPIS DOŚWIADCZEŃ

Nasiona grochu (*Pisum sativum* L. odm. „Cud Kalwadoru") moczono w wodzie, a następnie wysadzano dość gęsto na około 2 cm warstwie wilgotnego piasku i umieszczano w ciemności w temperaturze 20—22°C. W tych warunkach nasiona kiełkowały szybko i dość równomiernie, ale w trakcie wzrostu nie wszystkie epikotyle osiągały jednakową długość. Długość ta wahała się w granicach 3—8 cm. Po 4—5 dniach epikotyle ścinano i segregowano według wielkości. Z górnej ich części wycinano odcinki o długości jednego centymetra i umieszczano je (po 4—5 g) w szalkach Petriego, napełnionych pożywką Knopa z dodatkiem roztworu mikroelementów A—Z (według Hoaglanda i Snydersa) oraz glukozy w ilości 2 i 6 g/l i badanych substancji wzrostowych w stężeniach:

kwas β-indolooctowy 5 μg/ml,

giberelina (sól potasowa kwasu giberelinowego pod nazwą „Gibrel" produkcji Merck) 10 μg/ml.

Hodowle umieszczano w ciemności w temperaturze 20—22°C.

Przy rozmieszczaniu odcinków epikotyli w szalkach zwracano uwagę na to, aby każda hodowla zawierała jednakową ilość wycinków epikotyli z poszczególnych wysegregowanych grup. Wychodzono bowiem z założe-

nia, że epikotyle o różnej wielkości mogą z jednej strony charakteryzować się różną wrażliwością na badane substancje wzrostowe, z drugiej zaś mogą zawierać niejednakową ilość węglowodanów. Do podobnego wniosku upoważnia fakt, że pierwsze doświadczenia niniejszej pracy wykazały różną zawartość węglowodanów w epikotylach o różnej długości.

W celu wyeliminowania zakażeń epikotyle przemywano codziennie strumieniem bieżącej wody i przenoszono do świeżo przygotowanych pożywek. Ponieważ wycinki pływały po powierzchni roztworów, dostęp tlenu był zapewniony.

Ten sposób hodowli umożliwiał przetrzymywanie epikotyli w ciągu 4—5 dni. Po upływie tego czasu następowało wiotczenie wycinków. Lepsze wyniki dawały hodowle epikotyli między warstwami bibuły filtracyjnej, nasyconej pożywką z dodatkiem substancji wzrostowych, gdyż umożliwiały kontynuowanie hodowli w ciągu 9—10 dni.

W celu zbadania wpływu światła na zawartość składników błon komórkowych w epikotylach w dalszych doświadczeniach poddawano je codziennie pięciominutowemu działaniu światła. Ponieważ doświadczenia wykonywano w laboratorium w okresie zimowym, przeto działanie światła dziennego, dochodzącego przez szyby, wzmacniano działaniem promieni UV (Lampa Famed I, 220 V, 2,6 A, 50 c/s w odległości ok. 70 cm). Po pięciu lub po dziesięciu dniach hodowli epikotyle przemywano wodą i osuszano bibułą filtracyjną. Następnie przygotowywano jedno- i dwugramowe odważki epikotyli. Odważki jednogramowe przeznaczano do oznaczeń suchej masy, a w pozostałych oznaczano zawartość węglowodanów. Wyniki doświadczeń zestawiono w tabelach.

D o ś w i a d c z e n i e I. W epikotylach stymulowanych gibereliną nastąpił spadek zawartości węglowodanów frakcji I i II przy jednoczesnym wzroście zawartości frakcji IV i V (tab. 1).

D o ś w i a d c z e n i e II. We frakcji I epikotyli stymulowanych kwasem β-indolooctowym (IAA) nastąpił nieznaczny wzrost zawartości węglowodanów; większy przyrost ich zawartości nastąpił w epikotylach stymulowanych mieszaniną gibereliny i IAA (tab. 2). Epikotyle stymulowane IAA zawierają we frakcji IV średnio o 23%, a stymulowane IAA o 17% więcej węglowodanów niż epikotyle kontrolne. Podobnie we frakcji V wzrost zawartości węglowodanów nastąpił w epikotylach stymulowanych IAA (47%), a w doświadczeniach z gibereliną i IAA wynosił on 37%.

D o ś w i a d c z e n i e III. W tabeli 3 obserwujemy spadek zawartości węglowodanów frakcji II w epikotylach stymulowanych gibereliną o 20%, w epikotylach poddanych działaniu światła i promieni UV o 12%, a w epikotylach stymulowanych gibereliną i poddanych działaniu światła i promieni UV o 9%. We frakcji IV największy przyrost

Tabela 1 — Table 1

Zawartość węglowodanów 4 grup w epikotylach grochu „Cud Kalwadoru"
(w % w stosunku do suchej masy)
Content of carbohydrates of 4 groups in peas „Cud Kalwadoru" epicotyls (% of dry weight)

Rodzaj doświadczenia Kind of experiment	Zawartość węglowodanów 4 grup Content of carbohydrates of 4 groups			
	I	II	IV	V
Kontrola / Control *A*	5,55	3,89	12,37	19,42
Giberelina / Gibberellin *A*	4,40	2,00	13,47	22,00
Kontrola / Control *B*	9,61	3,98	13,53	20,42
Giberelina / Gibberellin *B*	6,00	4,80	15,60	25,15
Kontrola / Control *C*	10,21	2,01	14,56	28,43
Giberelina / Gibberellin *C*	8,64	1,46	17,22	32,14
Kontrola / Control *D*	8,40	0,95	13,03	24,54
Giberelina / Gibberellin *D*	8,10	1,02	14,30	27,81

Długość epikotyli (Length of epicotyls): A — 6-8 cm, B — 4-6 cm, C — 2-4 cm, D — 2-4 cm, epikotyle z liśćmi (epicotyls with leaves);
Zawartość glukozy w pożywce: 0,2/.
Content of glucose in nutrient solution: 0,2/.

Tabela 2 — Table 2

Zawartość węglowodanów 4 grup w epikotylach grochu „Cud Kalwadoru"
(w % w stosunku do suchej masy)
Content of carbohydrates of 4 groups in peas „Cud Kalwadoru" epicotyls (% of dry weight)

Rodzaj doświadczenia Kind of experiment	Zawartość węglowodanów 4 grup Content of carbohydrates of 4 groups			
	I	II	IV	V
Control	13,70	1,63	10,95	14,90
IAA	14,30	1,35	13,50	22,1
IAA+giberelina IAA+gibberelin	16,00	1,60	13,70	20,00

Zawartość glukozy w pożywce: 0,6/.
Content of glucose in nutrient solution: 0,6/.

Tabela 3 — Table 3

Zawartość węglowodanów 4 grup w epikotylach grochu „Cud Kalwadoru"
(w % w stosunku do suchej masy)
Content of carbohydrates of 4 groups in peas „Cud Kalwadoru" epicotyls (% of dry weight)

Rodzaj doświadczenia Kind of experiment	Zawartość węglowodanów 4 grup Content of carbohydrates of 4 groups			
	I	II	IV	V
Kontrola Control	11,20	3,85	7,39	10,71
Giberelina Gibberellin	8,97	4,26	7,80	14,95
Światło+ultrafiolet Light+UV	9,28	4,00	8,30	13,70
Giberelina+światło+UV GA+Light+UV	8,15	4,20	8,55	12,70

węglowodanów stwierdzamy w epikotylach stymulowanych gibereliną, światłem i promieniami UV (15%). We frakcji V największy przyrost węglowodanów nastąpił w epikotylach stymulowanych gibereliną (37%).

Wszystkie doświadczenia opisane w niniejszej pracy wykonywane były co najmniej w dwu powtórzeniach. Otrzymane wyniki były zupełnie zgodne, przeto dla uniknięcia przytaczania w tekście bardzo zbliżonych rezultatów poszczególnych powtórzeń w opisie doświadczeń umieszczono tylko po jednej tabeli ilustrującej wyniki każdego eksperymentu.

DYSKUSJA

Gibereliny stymulują wiele procesów fizjologicznych: fotosyntezę (Brian 1959), syntezę związków azotu, celulozy i hemiceluloz (Sumiki 1955). Ergle (1958) stwierdził, że pod wpływem giberelin wzrasta zawartość węglowodanów w łodygach i ogonkach liściowych bawełny. Badania Sayeda (1959) wskazują również na wzrost ogólnej zawartości węglowodanów w tkankach roślinnych, stymulowanych giberelinami. Gibereliny, wpływając na zwiększenie zawartości węglowodanów u roślin, przyczyniają się prawdopodobnie i do wzrostu zawartości cukrowców, wchodzących w skład błon komórkowych zarówno u komórek starszych, które w trakcie wzrostu zwiększają swoją objętość, jak i nowo powstających.

W przypadku gdyby stymulujący wpływ giberelin polegał na przyśpieszaniu podziałów komórek, można by było spodziewać się znacznego przyrostu frakcji pektyn, bowiem zakładanie się błon komórkowych w procesie podziałów komórek rozpoczyna się od powstawania cieniut-

kiej warstewki, złożonej ze związków pektynowych, która to warstewka daje początek blaszce środkowej, składającej się z pektynianów wapniowych i magnezowych (Bonner 1950). Przy przewadze podziałów komórkowych nad ich wydłużaniem się stosunek frakcji celulozowej do pektynowej powinien by być mniejszy niż w przypadku odwrotnym. Wydłużanie się bowiem komórek odbywa się przez rozciąganie błony komórkowej, której szkielet stanowi siateczka celulozowa i wbudowywanie się w nią nowych cząsteczek celulozy, czyli zachodzi ono przy znacznym wzroście zawartości celulozy.

Wyniki niniejszej pracy wskazują na znaczne przesunięcia między poszczególnymi grupami cukrów w epikotylach stymulowanych gibereliną. W doświadczeniu I (tab. 1) w epikotylach stymulowanych tym związkiem nastąpił znaczny spadek zawartości węglowodanów frakcji I. Nieznaczny spadek nastąpił również w zawartości węglowodanów frakcji II, z wyjątkiem doświadczenia B, w którym zanotowano wzrost tej zawartości. Wzrost ten jednak mógłby pochodzić z niecałkowitego wyekstrahowania frakcji I z epikotyli stymulowanych gibereliną, która to frakcja mogła podczas ekstrakcji wodą przejść częściowo do frakcji II. Przypuszczenie to potwierdza fakt, że suma frakcji I i II w epikotylach stymulowanych gibereliną wykazuje spadek zawartości węglowodanów w stosunku do sumy tych frakcji w kontroli.

W epikotylach stymulowanych gibereliną nastąpił znaczny przyrost zawartości składników błon komórkowych zarówno pektyn, jak i celuloz.

Charakterystyczne jest, że epikotyle o różnej długości zawierają różne ilości węglowodanów. Największą zawartość cukrowców wykazywały wycinki z epikotyli najkrótszych (2—3 cm), które okazały się również najbardziej wrażliwe na działanie gibereliny. W tej grupie epikotyli stwierdzono największe różnice w zawartości składników błon komórkowych między epikotylami kontrolnymi i stymulowanymi gibereliną.

Przy większej ilości glukozy w pożywce (0,6%), w doświadczeniu II, zawarość węglowodanów frakcji I wzrosła w epikotylach stymulowanych IAA oraz mieszaniną IAA i gibereliny. Wzrost ten nastąpił prawdopodobnie na skutek intensywniejszego wsysania wody i rozpuszczonej w pożywce glukozy przez komórki epikotyli. Znany jest bowiem fakt, że IAA zwiększa intensywność pobierania wody przez komórki (Hackett 1952, 1953). Zawartość frakcji II nie uległa w porównaniu z kontrolą większym zmianiom. We frakcji natomiast IV i V epikotyli stymulowanych IAA i IAA+giberelina nastąpił znaczny wzrost zawartości węglowodanów.

Wzrost zawartości pektyn był większy w epikotylach stymulowanych mieszaniną tych związków niż w epikotylach stymulowanych samym IAA. Odwrotnie z celulozą: największy przyrost jej zawartości wystąpił w epikotylach stymulowanych samym IAA. Można by wyciągnąć z tego

wniosek, że giberelina wpływa na powstawanie związków pektynowych w tkankach w większym stopniu niż IAA. Wzrost zaś substancji pektynowych związany jest z procesem podziałów komórkowych, skąd wynikałoby, że giberelina jest czynnikiem przyspieszającym podziały komórkowe. Wyraźnie uwidacznia to stosunek frakcji celulozowej do frakcji pektynowej. W epikotylach kontrolnych wynosi on 1,32, w epikotylach zaś stymulowanych IAA wzrasta do 1,63. Jeżeli wzrost ten nastąpił na skutek wydłużania się komórek spowodowanego działaniem IAA, to przy założeniu, że giberelina jest też tylko stymulatorem wydłużania się komórek, potraktowanie epikotyli mieszaniną obu tych związków powinno spowodować jeszcze większy wzrost tego stosunku. Stosunek ten jest jednak o wiele mniejszy i wynosi 1,46, co świadczy o stosunkowo większym przyroście pektyn w porównaniu do przyrostu celulozy. Większa długość epikotyli stymulowanych mieszaniną IAA+giberelina w porównaniu z długością epikotyli stymulowanych samym IAA przy zmniejszonym równocześnie stosunku frakcji V do IV mogłaby nasuwać przypuszczenie, że giberelina nie pozostaje bez wpływu na szybkość podziałów komórkowych.

W doświadczeniu III nastąpił znaczny spadek zawartości węglowodanów frakcji I zarówno w epikotylach poddanych działaniu światła, promieni UV, jak i w stymulowanych samą gibereliną oraz w poddanych działaniu światła, promieni UV i gibereliny. We frakcji II natomiast nastąpił nieznaczny wzrost zawartości cukrów pod wpływem wymienionych czynników. Największy przyrost pektyn nastąpił w epikotylach poddanych działaniu światła, promieni UV i gibereliny, a najmniejszy w epikotylach stymulowanych samą gibereliną. Odwrotnie we frakcji V: największy przyrost zawartości celulozy stwierdzono w epikotylach stymulowanych gibereliną, mniejszy po poddaniu ich działaniu światła i promieni UV, a najmniejszy pod działaniem światła, promieni UV i gibereliny.

Przy omawianiu wyników doświadczenia III należy podkreślić, że światło i promienie UV zahamowały wzrost epikotyli. Giberelina znosiła hamujące działanie światła i ultrafioletu, chociaż wzrost tych epikotyli był mniejszy niż epikotyli stymulowanych gibereliną bez naświetlania. Wyniki te potwierdzają obserwacje Lokharta (1956), który stwierdził, że zahamowanie wzrostu roślin, spowodowane działaniem światła, można usunąć giberelinami.

Z danych doświadczenia III wynika, że przemieszczanie węglowodanów między poszczególnymi grupami tych związków może zachodzić również w epikotylach poddanych działaniu światła i promieni UV. Wzrost zawartości pektyn w tym przypadku może świadczyć o tym, że przy zahamowanym wzroście niekoniecznie musiały ustać podziały komórkowe.

Reasumując wyniki niniejszej pracy można powiedzieć, że pod wpływem gibereliny następują w epikotylach grochu zmiany ilościowe w zawartości węglowodanów; wzrasta zawartość polisacharydów kosztem mono- i oligosacharydów. Podobne zmiany następują pod wpływem IAA oraz światła i promieni UV. Wyniki te w odniesieniu do IAA pokrywają się z danymi Albertheima i Bonnera (1959), którzy stwierdzili, że inkubowanie wycinków koleoptyli owsa na pożywkach z dodatkiem IAA przyspiesza włączanie się glukozy znakowanej ^{14}C do kwasu galakturonowego pektyn w tkankach koleoptyli. O ile jednak IAA, jako stymulator wydłużania się komórek, przyczynia się do wzrostu zawartości celulozy w epikotylach, to pod wpływem mieszaniny IAA+giberelina wzrost zawartości pektyn w stosunku do zawartości celulozy jest większy niż pod wpływem działania samego IAA. Na podstawie wzrostu zawartości pektyn, spowodowanego działaniem gibereliny, można by przypuszczać, że jest ona stymulatorem podziałów komórek. Większy przyrost zawartości pektyn pod wpływem IAA+giberelina, w porównaniu z mniejszym przyrostem tych związków pod wpływem samego IAA, niekoniecznie musi się wiązać ze stymulującym działaniem gibereliny, a może być wynikiem synergetycznego działania obu tych związków.

Ostateczne jednak wnioski, dotyczące roli gibereliny, jako czynnika podziałów komórkowych można by było wyciągnąć dopiero po przeprowadzeniu doświadczeń nad wpływem gibereliny na zawartość składników błon komórkowych w porównaniu z działaniem IAA jako czynnika wpływającego na wydłużanie się komórek i kinetyny, jako stymulatora podziałów komórkowych.

STRESZCZENIE

Celem niniejszej pracy było zbadanie wpływu gibereliny — IAA kwasu ß-indolooctowego oraz mieszaniny gibereliny i kwasu ß-indolooctowego na zawartość węglowodanów w etiolowanych epikotylach grochu.

Posługując się metodą Biełozierskiego (1954) oznaczono w badanym materiale 5 grup węglowodanów: 1) jedno-, dwu- i trójcukry, 2) dekstryny, śluzy i część substancji pektynowych, 3) skrobię, 4) hemicelulozy, 5) celulozę.

Wyniki naszych analiz wydają się potwierdzać pogląd szeregu autorów (Greulach i Haesloop 1958, Sachs 1957, 1959, Bradley i Crane 1957, Schroeder i Spector 1957, Gattrige i Thompson 1958, Humphries i Wheeler 1960) o roli gibereliny jako czynnika podziałów komórkowych, gdyż pod działaniem gibereliny oraz mieszaniny gibereliny i kwasu β-indolooctowego nastąpiły znaczne przesunięcia w zawartości węglowodanów poszczególnych grup. Kosztem węglowodanów bardziej prostych: jedno- i dwucukrów zwiększyła się zawartość polisacharydów wchodzących w skład błon komórkowych przede wszystkim pektyn.

Zakład Biochemii
Uniwersytetu Łódzkiego

(Wpłynęło dn. 10.6.1960 r.)

SUMMARY

The present paper deals with the influence of gibberellin, ß-indoleacetic acid as well as of the mixture of gibberellin and β-indoleacetic acid on the carbohydrates content in etiolated peas epicotyls.

Using the method described by Biełozierski (1954) we have determined 5 groups of carbohydrates: 1) mono-, di- and trisaccharides, 2) dextrines, mucilages and a part of pectic substances, 3) starch, 4) hemicelluloses and pectic substances, 5) celluloses.

The results of our analyses seem to confirm the opinion of a number of workers (Greulach and Haesloop 1958, Sachs 1957, 1959, Bradley and Crane 1957, Schroeder and Spector 1957, Gattrige and Thompson 1958, Humphries and Wheeler 1960) concerning the role of gibberellin as a stimulant of the cellular division process, because under the influence of gibberellin and the mixture of gibberellin and β-indoleacetic acid the great change--over in the carbohydrates levels of the individual groups ensued.

At the expense of the more simple carboxydrates mono- and bisaccharides increased the content of polysaccharides cel-wall constituents, first of all of pectic substances.

LITERATURA

Albertheim P., Bonner J., 1959, J. Biol. Chem. 234, 3104.

Biełozierski A., Proskuriakow N., 1954, Ćwiczenia z biochemii roślin 35—45, Warszawa.

Bonner J., 1950, Plant Biochemistry 299—327, N. York.

Bradley M. W., Crane J. C., 1957, Science 126; 972.

Brian P. W., Elson G. W., Hemming H. G., Radley M., 1954, J. Sc. Fd. Agric. 5; 602.

Brian P. W., Petty J., Richmand P., 1959, Nature 183; 58.

Ergle D., 1958, Plant Physiol. 33; 344.

Gattrige C., Thompson P., 1959, Nature 183; 197.

Groulach V. A., Haesloop J. G., 1958, Amer. J. Bot. 45; 566.

Hackett D., 1952, Plant Physiol. 27: 2.

Hackett D., Scheiderman H., Thimann K., 1953, Arch. of Biochem. and Biophys. 47: 1.

Humphries E. C., Wheeler A., 1960, J. of Exp. Bot. 11 (31).

Kato J., 1953, Mem. Coll. Sci Kyoto, B, 20: 189.

Lokhart J., 1956, Proceedings of the Nat. Acad. of Sc. of USA 42: 841.

Maciejewska-Potapczyk W., Łukasiak H., 1959, Acta Soc. Bot. Pol. 28: 95.

Nickell L. G., 1958, Nature 181; 499.

Sachs R. M., Lang A., 1957, Science 125: 1144.

Sachs R. M., Bretz C. F., Lang A., 1959, Amer. J. Bot. 46: 376.

Sayed M., Bed J., 1959, J. Amer. Pharmac. Assoc. Scient. Ed. 48: 43.

Schroeder C. A., Spector C., 1957, Science 126; 701.

Stowe B., Yamaki J., 1960, Science 129: 807.

Sumiki Y. J., 1952, J. Agr. Chem. Soc. Japan 26: 393.

Sumiki Y. J., 1955, Ref. Żurnał, Chemia Biol. 1959, 23, poz. 22242.

Yabutta T., Hayashi T., 1939 a, J. Agr. Chem. Soc. Japan, 15, 174, 257.

Yabutta T., Hayashi T., 1939 b, J. Agr. Chem. Soc. Japan, 15, 175, 403.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Izolowanie kwasu dezoksyrybonukleinowego z liści *Vicia faba*

Isolation of deoxyribonucleic acid from leaves of Vicia faba

H. URBANEK

WSTĘP

Otrzymanie czystych preparatów wysokomolekularnego kwasu dezoksyrybonukleinowego (KDN) z materiału zwierzęcego, a nawet bakteryjnego, nie przedstawia obecnie poważniejszych trudności, natomiast wyizolowanie tego kwasu z roślin pozostaje nadal zagadnieniem niedostatecznie rozwiązanym. Trudności w otrzymywaniu KDN z materiału roślinnego wynikają przede wszystkim z niskiej jego zawartości. Ponadto, ponieważ materiał roślinny charakteryzuje się dużą zawartością różnych polisacharydów, stanowiących bądź to składniki błon komórkowych, bądź też materiały zapasowe, ekstrahowanie i oczyszczanie wyizolowanych preparatów KDN jest szczególnie trudne.

Potrzebę preparatów wysokospolimeryzowanego kwasu dezoksyrybonukleinowego pochodzenia roślinnego odczuwa się szczególnie przy badaniach nad strukturą KDN oraz jego właściwościami genetycznymi.

Dotychczas otrzymano szereg preparatów KDN z tkanek różnych roślin, ale otrzymano je za pomocą drastycznych metod ekstrakcji. Thomas i Sherratt (1956) ekstrahowali kwasy nukleinowe z liści roztworem NaCl, w temp. 100°C, a Trim (1959) ekstrahował je buforem fosforanowym również w temp. 100°C. Uzyskane tymi metodami preparaty były częściowo zdepolimeryzowane i mogły służyć raczej do badań nad składem zasad azotowych i właściwościami polinukleotydów.

Tylko nieliczne, jak dotąd, próby otrzymania KDN ze źródeł roślinnych przy zastosowaniu łagodnych środków ekstrakcji zostały uwieńczone powodzeniem. Do takich należy zaliczyć wyizolowanie przez Lipshitza i Chargaffa (1956) czystych preparatów dezoksyrybonukleinianu sodu z kiełków pszenicy. Materiał użyty przez tych autorów okazał się bogaty w KDN, ale trudno jest go otrzymać w większych ilościach. Wang Tung-Yue i Commoner (1956) wyizolowali KDN z liści *Nicotiana tabacum*, a ostatnio Thomas (1959) donosi o otrzy-

maniu KDN z liści, łyka i tumorów marchwi. W dwóch ostatnich pracach autorzy nie podają parametrów (zawartość fosforu, zanieczyszczenia kwasem rybonukleinowym i białkiem) charakteryzujących czystość otrzymanych preparatów ani też uzyskanej wydajności.

Zadaniem niniejszej pracy było oznaczenie zawartości KDN w liściach szeregu roślin, w celu znalezienia materiału o możliwie wysokiej wydajności, oraz otrzymanie czystych preparatów wysokospolimeryzowanego kwasu dezoksyrybonukleinowego jak najbardziej łagodnymi metodami ekstrakcji.

MATERIAŁ I METODY

1. Materiał. Jako materiału do oznaczania zawartości KDN użyto młodych liści *Phaseolus vulgaris*, *Trifolium pratense*, *Lupinus luteus*, *Vicia faba*, *Urtica dioica* i *Nicotiana tabacum*, a do izolowania KDN — młodych liści *Vicia faba*.

2. Oznaczanie KDN. Frakcję kwasu dezoksyrybonukleinowego ekstrahowano według metody Ogura i Rosen (1950), zmodyfikowanej przez Urbanka (1960) i określano w niej ilość KDN w oparciu o reakcję Dischego (1930). Jako wzorzec używany był KDN firmy The British Drug Houses.

W celu oznaczenia suchej masy liście suszono w temperaturze 105°C w ciągu 8 godzin.

3. Otrzymywanie KDN z liści *Vicia faba*. W celu otrzymania KDN z liści *Vicia faba* opierano się na metodzie Kay (1952) wprowadzając do niej pewne modyfikacje.

100 g młodych liści *Vicia faba* zamrażano w temperaturze —6°C w ciągu 2 godzin, następnie rozdrabniano je w homogenizatorze przez 2 minuty w 250 ml 75% etanolu i odwirowywano przy 4000 obr./min. w ciągu 10 minut. Do osadu wprowadzano 400 ml mieszaniny alkoholowo-eterowej (1:1), wstrząsano przez 15 minut i sączono w lejkach Büchnera. Ekstrakcję mieszaniną alkoholowo-eterową powtarzano aż do całkowitego usunięcia barwników zwykle 3—4 razy. Tkankę suszono na powietrzu. Wysuszony biały proszek przemywano dwukrotnie 400 ml roztworu: 0,1 M NaCl + 0,05 M cytrynianu sodu, za każdym razem wstrząsając zawiesinę 5 minut i odwirowując osad w ciągu 15 minut przy 10 000 obr./min. Do osadu wprowadzano 400 ml 0,2 M NaCl + 36 ml 5% siarczanu dodecylu sodu w 45% etanolu i wytrząsano 2 godziny. Mieszaninę wyciskano przez płótno, a do płynu dodawano NaCl aż do uzyskania 1 M roztworu i wytrząsano jeszcze 15 minut. Mieszaninę wirowano przy 10 000 obr./min. w ciągu 15 minut i w otrzymanym klarownym płynie wytrącano KDN przez dodanie 0,8 objętości etanolu. Włóknisty strąt zbierano przez owijanie na bagietce szklanej i rozpuszczano

go w 200 ml 0,2 M NaCl + 18 ml alkoholowego roztworu siarczanu dodecylu. Po rozpuszczeniu KDN dodawano NaCl do otrzymania roztworu o koncentracji 2 M i odstawiano na noc. Następnie wirowano go w ciągu 15 minut przy 10 000 obr./min. i w otrzymanym płynie wytrącano KDN jak poprzednio. Otrzymany preparat zanieczyszczony był jeszcze kwasem rybonukleinowym. W celu usunięcia KRN rozpuszczano preparat w 1 M NaCl i wytrącano KDN przez powolne wprowadzanie najpierw 0,5 obj. etanolu, a po usunięciu włóknistego strątu jeszcze 0,3 obj. etanolu, znów zbierając powstałe włókna KDN i łącząc je z otrzymanymi poprzednio. Czynność powyższą powtórzono dwukrotnie, po czym KDN przemyto kolejno 75%, 96% i absolutnym etanolem, następnie acetonem i eterem i suszono na powietrzu.

Oznaczanie fosforu w otrzymanych preparatach KDN wykonano wg metody Kutnera i Lichtensteina (1932) po wprowadzeniu do niej modyfikacji Krajewskiego i Urbanka (1961), zobojętniania płynu po mineralizacji.

KRN oznaczano na podstawie reakcji orcynowej (Schneider 1945), KDN na podstawie reakcji z dwufenylaminą (Dische 1930), a białko wykrywano według reakcji biuretowej.

WYNIKI

Wyniki doświadczeń zamieszczone są w tabelach 1 i 2.

Dane tabeli 1 wykazują duże różnice w zawartości kwasu dezoksyrybonukleinowego w liściach różnych gatunków roślin. Biorąc za punkt wyjścia wyniki odniesione do suchej masy zauważono, że liście *Vicia faba*, które charakteryzują się bardzo wysoką zawartością KDN, mają go około 20 razy więcej niż liście *Urtica dioica*.

Tabela 1 — Table 1

Zawartość KDN w młodych liściach niektórych roślin
The DNA contents in the young leaves of several plants

Species	mg% KDN w stosunku do świeżej masy DNA in mg/100 g of fresh matter	mg% KDN w stosunku do suchej masy DNA in mg/100 g of dry matter
Urtica dioica	16,58	68,5
Lupinus luteus	29,18	176,4
Phaseolus vulgaris	26,73	238,2
Trifolium pratense	92,36	409,5
Nicotiana tabacum	49,65	441,8
Vicia faba	138,22	1368,0

Tabela 2 — Table 2

Charakterystyka preparatów KDN
The specifity of the DNA preparations

Preparat Preparation	P w % P in %	Białka Proteins	KRN w % RNA in%	Wydajność* Yield
I	8,7	—	1,05	78,5
II	8,9	—	—	106,4
III	8,9	—	—	110,5

* Ilość mg KDN otrzymana ze 100 g świeżej masy liści.
DNA in mg from 100 g of the fresh weight of leaves.

Wobec stwierdzenia wysokiej zawartości KDN w liściach *Vicia faba*, materiału tego użyto do prób ekstrahowania kwasu dezoksyrybonukleinowego.

Otrzymane preparaty nie zawierały białka i były wolne od KRN (z wyjątkiem drobnych zanieczyszczeń w preparacie I) (tab. 2).

Wyizolowana ilość KDN w preparacie II stanowi przeszło 76% całkowitej jego zawartości w materiale wyjściowym, a w preparacie III prawie 80% (patrz zawartość KDN w liściach *Vicia faba* — tab. 1).

DYSKUSJA

Przy otrzymywaniu KDN z liści należy zwrócić szczególną uwagę na uprzednie usunięcie barwników i lipidów z tkanki, w przeciwnym bowiem przypadku otrzymuje się niższą jego wydajność, a oczyszczanie preparatów jest bardzo trudne. Należy przy tym zauważyć, że mieszanina alkoholowo-eterowa łatwiej ekstrahuje związki lipidowe niż aceton.

Zagadnienie oddzielenia KRN od KDN nie jest dotychczas dostatecznie rozwiązane. Usuwanie kwasu rybonukleinowego z materiału przed ekstrakcją KDN za pomocą przemywania 0,14 M roztworem NaCl nie jest wystarczające, chociaż jest korzystne, ponieważ poza częściowym usunięciem KRN oddziela się duża ilość białek.

Wydaje się, że dla rozdzielenia KRN od KDN bardzo ważnym momentem jest wytrącanie kwasu dezoksyrybonukleinowego z roztworu NaCl za pomocą alkoholu. Jak wiadomo, KDN wytrąca się zwykle w postaci galaretowatych włókien, które można usunąć z roztworu przez nawijanie na bagietkę, podczas gdy KRN wytrącany jest jako delikatny kłaczkowaty osad. Po dodaniu etanolu do roztworu zawierającego kwasy nukleinowe w NaCl wytrącająca się galareta złożona z włókien KDN adsorbuje osad KRN. Jeżeli wprowadzać etanol bardzo powoli, a wytrącające się stopniowo włókna szybko usuwać, to osad KRN w dużo

mniejszym stopniu zaadsorbuje się ne włóknach KDN. Dodanie 0,8 objętości etanolu okazało się zupełnie wystarczające do całkowitego wytrącenia KDN z 1 M roztworu NaCl. W dotychczas używanych metodach stosowano zwykle dla wytrącenia KDN stężenie alkoholu w granicach 1,5—3,0 objętości (Chargaff i Zamenhof 1948, Crampton i współpr., 1954, Signer i Schwander 1949, Thomas 1959). Zmniejszenie ilości etanolu używanego do wytrącenia KDN do 0,8 objętości jest korzystne, dlatego że osad KRN w tak niskim stężeniu alkoholu wytrąca się bardzo powoli.

Stosując powyżej opisany sposób oddzielenia KRN od KDN udało się otrzymać preparaty dezoksyrybonukleinianu sodu wolne od kwasu rybonukleinowego. Jedynie preparat I wykazuje drobne zanieczyszczenie KRN.

Zawartość fosforu w otrzymanych preparatach dezoksyrybonukleinianu sodu, wynosząca 8,7—8,9%, pokrywa się z danymi dla preparatów dezoksyrybonukleinianu sodu otrzymanymi przez Lipshitza i Chargaffa (1956), które wykazują 8,7% P.

Dotychczas nie stwierdzono tak wysokiej zawartości KDN w wegetatywnych organach roślin, jaką wykryto w młodych liściach *Vicia faba*. Wysoka zawartość KDN oraz dostępność materiału wyjściowego w dużych ilościach sprawia, że liście *Vicia faba* stanowią bardzo dogodne źródło dla otrzymywania wysokospolimeryzowanego KDN.

Panu profesorowi drowi A. Dmochowskiemu i pani doc. W. Potapczykowej składam serdeczne podziękowania za merytoryczne przedyskutowanie pracy oraz za szereg cennych rad i wskazówek.

STRESZCZENIE

Oznaczono zawartość KDN w liściach *Phaseolus vulgaris, Trifolium pratense, Lupinus luteus, Vicia faba, Urtica dioica i Nicotiana tabacum*. Frakcję KDN ekstrahowano metodą Ogura i Rosen (1950), a zawartość jego oznaczano za pomocą reakcji Dischego (1930).

Najwyższą zawartość KDN stwierdzono w liściach *Vicia faba* (1,36%).

Izolowano z młodych liści *Vicia faba* KDN w następujący sposób: po usunięciu z liści barwników i lipidów mieszaniną alkoholowo-eterową ekstrahowano KDN wg detergentowej metody Kay (1952). Zanieczyszczenia preparatów KDN kwasem rybonukleinowym usuwano przez kilkakrotne wytrącenie KDN z roztworu 1 M NaCl za pomocą stopniowego wprowadzenia 0,8 objętości etanolu.

Otrzymano KDN wolny od zanieczyszczeń KRN i białek.

Katedra Biochemii
Uniwersytetu Łódzkiego

(Wpłynęło dn. 25.6.1960 r.)

SUMMARY

The DNA contents of the leaves of *Phaseolus vulgaris, Trifolium pratense, Lupinus luteus, Vicia faba, Urtica dioica* i *Nicotiana tabacum* were determined. The DNA fractions were extracted by the method described by Ogura and Rosen (1950); the DNA contents were determined by the diphenylamine method of Dische (1930).

A very high DNA level was found in the leaves of *Vicia faba* (1,36%).

DNA was isolated from the leaves of *Vicia faba* according to the following procedure: after removal of pigments and lipids from the fresh tissue, DNA was extracted as in the detergent method used by Kay (1952).

RNA contaminants were removed by several precipitations of DNA from the 1 M NaCl solution by slowly adding of a 0,8 volume of ethanol.

DNA preparations isolated in this way were generally almost free from RNA and proteins.

LITERATURA

Chargaff E., Zamenhof S., 1948, J. Biol. Chem. 173, 327.
Crampton C. F., Lipshitz R., Chargaff E., 1954, J. Biol. Chem. 206, 499.
Dische Z., 1930, Mikrochemie 8, 4.
Kay E.R.M., Simmons N. S., Dounce A. L., 1952, J. Am. Chem. Soc. 74, 1724.
Krajewski T., Urbanek H., 1961, Zesz. Nauk. U.Ł., s. II (w druku).
Kutner T., Lichtenstein L., 1932, J. Biol. Chem., 95: 661.
Lipshitz R., Chargaff E., 1956, Bichim. Biophys. Acta 19: 256.
Ogur M., Rosen G., 1950, Arch. Biochem: 25: 262.
Schneider W. C., 1945, J. Biol. Chem. 161: 293.
Signer R., Schwander H., 1949, Helv. Chim. Acta, 32, 8533.
Thomas A. J., 1959, Arch. Biochem. Biophys., 79: 162.
Thomas A. J., Sherratt H. S. A., 1956, Biochem. J., 62: 1.
Trim A. R., 1959, Biochem. J., 73: 298.
Urbanek H., 1960, Zesz. Nauk. U.Ł., s. II, 8: 153.
Wang Tung-Yue, Commoner B., 1956, Proc. Nat. Acad. Sci., 42: 831.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Observations on the development of plants
III. Development of *Centaurium umbellatum*

A. LISTOWSKI and A. JEŚMIANOWICZ

Some interesting facts in the development of *Centaurium umbellatum* have been observed in earlier experiments (1960, Roczn. Nauk Roln. 81 A, 2), and these findings allowed to establish the following: *Centaurium umbellatum* has a long stage of very slow growth of the rosette. Stem elongation and the development of generative organs in general do not require treatment with lower temperatures. The plants undergo their full developmental cycle after a sufficient long day induction. On the other hand, submitted to a short day regime the plants continue to grow slowly and remain at the rosette stage.

The influence of vernalization with low temperature is quite definite and consists in speeding up the growth and the generative development and prompting the flowering which is in this case far more abundant.

These preliminary experiments carried out on relatively scanty material, had to be repeated and extended. Therefore in the years 1958—1960 the following experiments were carried out.

METHODS

Scheme of experiments: sowing — 18.IV, germination — 29.IV, transplantion of seedlings — 23.VIII.

After transplantion the plants (with 4 leaves) were divided into three groups:

A. Control: the plants were kept in the winter season in the open and later continued to grow in natural conditions.

B. The plants were grown in a greenhouse in normal daylight conditions. During the whole winter, successive series of plants were placed out of doors for a 15-day period to make them undergo natural vernalization.

Periods of natural vernalization:

I — 15.X. — 30.X. III — 15.XII. — 31.XII. V — 15.II — 1.III.
II — 15.XI. — 30.XI. IV — 15.I. — 1.II.

The following temperatures were noted during the succesive periods:

	t° max.	t° min	average	total for perioá
I. 15.X. —30.X.	+6.5 — 12.7	—1.0 — 8.0	2.6 — 9.2	106,4
II. 15.XI —30.XI.	—0.3 — 8.8	—2.4 — 5.1	—0.8 — 7.7	30.9°
III. 15.XII. — 31.XII	1.6 — 12.8	—1.1 — 6.4	0.4 — 8.2	51.1°
IV. 15.I. —1.II.	—5.1 — 6.5	0.1 — 15.1	4.6 — 9.5	—20.7°
V. 15.II —1.III.	—0.5 — —8.5	6.1 — 11.7	6.4 — 2.4	17.2°

Plants of all series, except the fourth, sustained the open air treatment well. In the fourth series the majority of plants froze, therefore it has not been included in the statistics.

C. The plants were kept in the open in natural winter conditions. In the course of winter successive series were transferred to the greenhouse: part of the plants was submitted to continuous illumination and part was grown in short day conditions i.e. 8 hours daylight.

Dates of transfer of the successive series of plants to the greenhouse:

I — 15.X. III — 15.XII. V — 15.II.
II — 30.X. IV — 15.I.

RESULTS

A. The plants grew steadily and passed into the generative stage with fewer leaves than those grown in the greenhouse. Bud formation and flowering proceeded at a uniform rhythm. By the end of July the flowers began to wither, the leaves turned yellow and the plants gradually died, by the end of August the majority had withered.

B. The speed and intensity of the vegetative growth (measured by the rate of increase of leaves in the rosette) is shown in the table 1.

The rate of increase in the control series as well as in series I and II is approximately the same. In series III and V it is definitely more intensive. The differences as shown in the diagram are significant. Thus these data confirm our previous observations that lower temperatures have a positive influence on the process of differentiation of the leaves. Considering the results of the present and of the experiments B and C it can be assumed that lower temperatures and the length of the vernalization period are more significant for the development of the plant than its age.

Analyzing the growth (e.g. in series I and II as compared with the control group) it may be surmised that, immadiately after the low tem-

perature period, development of new leaves is stimulated — but this effect decreases gradually. The figures in Table 1 represent, of course, mean values. The observation of particular plants implies yet another fact — namely that, the later individual plants pass on to the generative stage, the more intensive is their vegetative development. Such plants develop small rosettes from axillary buds. This kind of plant vegetatively highly developed occurred more often in the vernalized series, and very seldom in the control. Finally it may be added that the vernalized series had larger leaves.

Table 1

The speed and intensity of the vegetative growth
(measured by the rate of increase of leaves in the rosette)
(mean number of leaves)

Date	Vernalization time	Series				
		I	II	III	V	K*
October 15	Series I	14.9	—	—	—	14.9
October 30		14.9	—	—	—	15.3
November 15	Series II	16.3	16.6	—	—	16.6
November 30		17.0	16.6	—	—	16.9
December 15	Series III	19.7	19.3	19.8	—	19.8
December 30		21.9	21.1	19.8	—	21.5
February 15	Series V	28.5	27.1	28.3	26.2	26.2
March 2		30.3	28.5	31.3	26.2	28.0
March 16		33.0	30.7	34.5	31.5	30.0
March 31		36.6	33.5	38.7	36.7	32.7
April 27		38.3	36.3	48.3	44.0	36.1
May 11		40.8	38.8	54.7	50.1	38.8
June 8		45.6	45.8	61.5	60.3	46.4
July 6		50.3	50.0	75.5	67.8	52.0
Total increment		35.4	35.1	60.6	52.8	37.1
Increment from March 2		20.0	21.5	44.2	41.4	24.0

* Control

Observations of the generative development of particular plants at 4 periods are summarized below (Table 2).

1. As regards the rate of transition to the generative stage there are no significant differences between the particular series, perhaps only a slight delay in the controls. In the latter the number of plants which remained in the rosette stage (until the end of observation) was slightly higher, nevertheless one may affirm that vernalization is not necessary for the transition to the generative stage. Neither the course of tempe-

rature during the fortnight period when the plants were kept in the open, nor the age of the plant had any influence in this respect.

2. On the other hand vernalization affects the intensity of flowering — the inflorescence is bigger and more developed. The vernalized plants very often formed new rosettes which later developed stems and started flowering. The number of plants with several stems is distinctly higher in the vernalized series.

Table 2

Generative development of particular plants at 4 periods (number of plants)

Series	May 7		June 12			July 21			August 25		
	r	*l*	*r*	*l*	*p*	*r*	*l*	*p*	*r*	*p*	*u*
I	16	4	7	4	9	2	2	16	1	6	13
II	17	3	5	8	7	3	2	15	2	4	14
III	15	5	6	4	10	4	0	16	2	7	12
V	16	4	8	5	7	3	5	12	2	8	10
K	18	2	8	7	5	5	6	10	4	6	10

Explanations: *r* — rosette, *l* — stem elongation, *p* — flowering period, *u* — gradual dying.

3. When there is no vernalization or when the plants are submitted to low temperatures but for o short period — the uniformity of the developmental rhytm, so characteristic for plants passing the winter in the open, is disturbed, while on the other hand — a larger scale of individual variability is noticeable in the intensity of growth, the rate of transition into the generative stage and the life cycle. As a rule, plants blooming earlier, have a shorter flowering period and they also die sooner. With plants which took longer to blossom it often occurred that the rosette continued to expand, developing lateral rosettes.

C. While in series „B" the influence of short vernalization periods in conditions of gradually prolonged normal daylight was tested on plants of various age, in series „C" the plants of the successive series remained outdoors for increasingly long periods and then in the greenhouse were subjected to continuous or reduced illumination. Depending on the day-length the development of plants varied considerably. Therefore only observations on the rate of development of new leaves are given in table 3. Under conditions of continuous dyalight (Table 3) leaves were found to grow at first equally or more intensively than under short day. The difference in the development of new leaves decreased rapidly, however, and vanished altogether after the development of flowers. Thus

the total number of leaves in each particular series is distinctly lower than in series growing under short day conditions; the actual quantity of active leaves is still smaller, as proper life of leaves under continuous illumination is shorter and the lower ones gradually die.

The longer the vernalization period, the shorter the period of growth and differentiation of the leaves; the plants start flowering after developing a smaller number of leaves and at an earlier period. On the other hand the rate of differentiation of leaves over similar periods of time is higher in series submitted to a longer vernalization treatment.

Over the period from the end of vernalization (15.II.) until the blooming (11.V.) the average number of leaves in series V amounted to 16.7, for the same period in series I — to 9.4, in series II to 14.3, in series III to 12.7, in series IV to 10.9.

For the same period from the end of vernalization of series IV the respective values were: 21.4, and 7.7. for series I, 12.5 for series II, 16.7 for series III.

In the control series growth is slowest, and the total number of leaves smallest. These facts indicate that vernalization has a stimulating effect on vegetative development.

Under a short day regime the rate of growth tends to increase, the period of growth is, however, much longer (a more detailed description is given below). While the development is generally slower the differences between particular series are insignificant, nevertheless, also in this case we observe an increasement both in the quantity of leaves and in the rate of their differentiation occurring after prolonged vernalization.

Table 4 shows the rate of development of plants in the particular series over 4 phases.

The results of observation summarized in the table show a distinct dependence between the length of vernalization (and the course of temperature in this period) and the rate of generative development.

In series IV and V — which remained the longest in natural conditions, the period of growth after vernalization was the shortest; after developing 10—13 new leaves, the plants began to form stems and flowers in an almost uniform rhythm. As a rule, produced a single, short-lived inflorescence; the yellowing of the rosette began early, and all the plants died almost simultaneously.

In series III, and still more distinctly in series II, the rate of development was slightly slower with wider differences in individual growth. Particular plants developed new branchings in the inflorescence, from axillar buds, which flowered sometimes after the majority of flowers had already bloomed. In series II — a number of plants developed new stems from axillar buds. In series I the phenomenon of segregation in the individual development was intensive as well, notwithstanding the

Table 3

Number of leaves and rate of their development

Date	I		II		III		IV		V		K*	
	L	*S*	*L*	*S*	*L*	*S*	*L*	*S*	*L*	*S*	*L*	*S*
October 15	**13,0**	**11,6**									**14,9**	
	1,4	1,8										
November 15	14,4	13,4	**13,3**	**11,3**								
	1,6	2,6	2,7	2,7								
December 15	16,0	16,0	16,0	14,0	**12,7**	**12,3**						
	1,6	1,8	1,8	2,3	3,9	3,2						
Janu:ry 15	17,6	17,8	17,8	16,3	16,6	16,5	**12,4**	**11,0**				
	2,4	2,2	4,1	3,3	5,6	4,7	9,5	6,2				
February 15	20,0	20,0	21,9	19,6	22,2	21,2	21,9	17,2	**12,0**	**12,0**		
	0,6	1,0	1,4	0,8	2,5	0,8	1,3	1,5	3,5	3,7		
March 2	20,6	21,0	23,3	20,4	24,7	22,4	23,2	18,7	15,5	15,7	**22,5**	**20,8**
	1,6	2,0	2,5	1,7	3,1	2,8	6,5	2,0	2,1	2,6	1,7	1,6
March 16	22,2	23,0	25,8	22,1	27,8	25,2	29,7	20,7	17,6	18,3	24,2	22,4
	3,1	3,3	4,9	5,0	5,5	5,5	4,1	5,5	10,0	5,1	4,5	3,6
April 13	25,3	26,3	30,7	27,1	33,3	30,7	33,8	26,2	27,6	23,4	28,7	26,0
	4,1	7,4	5,5	6,0	1,6	8,0		7,9	1,1	9,4	3,1	4,3
May 11	29,4	33,7	36,2	33,1	34,9	38,7	—	34,1	28,7	32,8	31,8	30,3
	4,9	7,7	4,1	10,5	2,1	9,2		6,7		7,8	0,2	5,8
June 8	34,3	41,4	40,3	43,6	37,0	47,9		40,8	—	40,6	32,0	36,1
	2,3	3,8	0	4,0	0,6	6,0		5,8		5,3	0,3	7,3
June 22	36,6	45,2	40,3	47,6	37,6	53,9		46,3	—	45,9	32,3	39,8
	4,3	5,8		8,2		3,5		6,4		6,5	0,2	4,0
July 12	40,9	51,0	—	55,8	—	57,4		52,7	—	52,4	32,5	43,8
Total nomber of leaves	40,9	51,0	40,3	55,8	37,6	57,4	33,8	52,7	28,7	52,4	32,5	43,8
Increment from March 2	20,3	30,0	27,0	35,0	10,6	35,0	10,6	34,0	13,2	36,7	10,0	31,4

L — long day conditions. *S* — short day conditions. * *K* — control

Table 4

Generative development of plants submitted to continuous light

Date	I				II				III				IV				V				*K*			
	r	*l*	p	*u*	*r*	*l*	*p*	*u*	*r*	*l*	*p*	*u*	*r*	*l*	*p*	*u*	*r*	*l*	*p*	*u*	*r*	*l*	*p*	*u*
February 26	9				8	1			6	3			5	4			9				7	2		
March 21	9				7	2			3	6	1			5	4		1	8			7	1	1	
March 31	9				7	1	1		3	1	6			2	7		1	6	2		6	1	2	
April 17	8	1			2	5	2		1	1	7				9			1	8		5	1	3	
May 7	7	2			2		7		1		6	2			5	4			5	4	5		4	
June 12	6	2	2		1		8		1		1	7				9			2	7	4	1	2	2
July 6	3	1	5		1		6	2		1	3	5				9				9	3	1	2	3
July 21	2	2	5		1		4	4			2	7				9				9	3		1	5
August 26	2	2	2	3	1		2	6			1	8				9				9	2	1	1	5

Explanations: *r* — rosette phase, *l* — stem development, *p* — plants with distinctly formed buds and flowering ones are recorded jointly, *u* — plants in which the process of decline has begun the leaves yellow, flowering ceases and the plant gradually dries up completely, *K* — control.

fact that the development was very slow — and that 2 plants to the end of observation did not outgrow the rosette stage (in series III — only 1 plant).

Here the vegetative tendencies were even more distinct — the development of small rosettes and stems from axillar buds, was observed.



Photo 1. Plants in continuous light (left) and by short day (right)

Particular inflorescences blossomed for a considerable length of time. due to the development of new branchings which produced new flowers and again new branches.

The plants of the control series have shown a much weaker vegetative development, while segregation of the individual development of plants was distinct. The ,,habitus" of early blossoming plants was similar to that of plants with a high rate of development, the remaining plants showed a tendency to develop rosettes from axillar buds.

Observation was interrupted at the beginning of September when the majority of plants grown under continuous light had died. On the other hand plants which were submitted to the short day treatment continued to grow.

Development of plants under short day conditions. As is evident from Table 3 the plants of the short day series, as early as July 1959 distinguished themselves by a much larger number of leaves from plants growing in conditions of continuous daylight. Moreover, the life cycle of the leaves was also much longer: while the



Photo 2. Various forms of plants development under short day conditions: *1* — *rrk*-plants; *2* — „pine"-form; *3* — „flat"-rosette (*r*); *4* — „bushy"-rosette (*rr*)

leaves of plants growing in conditions of continuous illumination had died — those of plants growing under a short day regime were still quite green.

In the following months the plants continued to grow and their vegetative development took various forms (Photo 2):

a) new leaves continued to grow on the main axis — very close to each other, owing to very short internodes;

b) in particular series the axillar buds developed lateral rosettes at varying times and to various degrees. This resulted sometimes in the formation of enormous „bushy" rosettes.

The development of the rosette seldom occurred uniquely according to pattern a: in this case flat rosettes were formed, which, began to grow giving a „pine tree" form in which the stem later elongated. Plants with such a single shoot had the relatively shortest life cycle.

The development of plants according to pattern b: was by far more frequent, with simultaneous development of lateral rosettes and with the plant growing along its main axis. In the stem development stage either the terminal or one of the side stems grew quicker than the rest — and later successive side rosettes developed in turn into stems, producing further new lateral rosettes quite frequently.

During the first six months of development under short day conditions — rosettes of type „a" prevailed in all series, but gradually a relatively rapid development of rosettes of type „b" took place in series II, III, IV and V.

The formation of side rosettes in plants of series I was relatively slower and in the control series simple rosettes prevailed very long. In the course of this period it was also possible to establish visually differences between the series, consisting in a varying size of the rosette, due to varying rate growth of the leaves and to differences in their sizes.

The rosettes of control plants were always distinctly smaller than those of the remaining series, also an arrest of development in certain plants at a later stage was more frequent in this series. In the first period the rosettes of the plants in series I were also smaller while the biggest rosettes and biggest leaves were formed by plants of series III, IV and V. In time the sizes of rosettes, in particular series, became more or less uniform, with the exception of the control plants.

Observations on the appearance of the plants were made at 10 days intervals; only those results are given below which characterize more distinctly the differences existing between the internodes in the particular series (Table 5).

It results from observations that rosettes of type „b" develop most quickly in series III — V. Ten months after placing the last series in the hothouse, an increasing number of plants developed either main or lateral stems. After a year's growth under shart day conditions the majority of plants in series III — V had either reached the stage of stems or produced buds or even flowers. A certain delay was visible in the series II and I — and, particularly, in the control series.

It results from observation of short day plants that longer vernalization has a stimulating effect not only on the vegetative but also on the generative development — and that, despite the inhibiting influence of reduced daylight, after a sufficiently long period the majority of plants reached the stage of stem elongation and later budded and blossomed.

Table 5

Development of plants under short day conditions

Date	I	II	III	IV	V	K*
May 16	*8r 1rr*	*6r 3rr*	*7r 2rr*	*5r 4rr*	*6r 3rr*	*9r*
July 21	*7r 2rr*	*3r 6rr*	*2r 6rr 1rrl*	*2r 7rr*	*4r 4rr 1rl*	*8r*
August 26	*4r 5rr*	*2r 7rr*	*2r 6rr 1rrk*	*2r 7rr*	*4r 4rr 1rll*	*8r 1rr*
September 22	*4r 5rr*	*9rr*	*2r 6rr 1rrk*	*2r 7rr*	*2r 6rr 1rk*	*6r 3rr*
November 10	*3r 5rr 1rl*	*9rr*	*1r 7rr 1rrk* (3 plants died)	*2r 5rr 2rrll*	*2r 6rr 1rk* (1 died)	
January 8,60	*2r 4rr 2rrll 1rp*	*8rr 1rrll*	*2r 4rr 2rrll 1rrk*	*1r 4rr 2rrll 1rl 1rp*	*2r 3rr 1rrl 2rrk*	*6r 3rr 2r 6rr 1rll*
February 15	*2r 3rr 2rrll 2rrp k* (2 begin to wither)	*7rr 1rrl 1rrp*	*1r 2rr 1rp 4rrp — k*	*1r 4rr 1rll 3rrk*	*1r 4rr 1rll 1rrll 2rrk*	*2r 5rr 1rll* (4 plants died)
March 5	*1r 2rr 2rrll 2rrp 1rp* (several begin to yellow)	*6rr 2rrll 1rrp* (one turns yellow)	*2rr 1rk 1rl 4rrp — k* (2 turn yellow)	*3rr 1rl 2rrll 3rrk* (one turns yellow)	*1r 2rr 2rrll 1rl 3rrk* (rosette withered) (*k* begins to wither)	*2r 5rr 1rp*

Explanations: *r* — only single rosettes develop adhering flatly to the soil, *rl* — initial stage of elongation of the stem *rll* — distinct development of stem (from terminal rosette) *rp* – budding *rk* — flowering *rr* — rosette develops lateral rosettes *rrl, rrll, rrp, or rrk* — analogously running stages (see above).

* *K* — control.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The results of the described experiments, confirm our previous observations. They also point to the rather complicated character of the influence exercised by temperature and light on the development of *Centaurium umbellatum.*

At first *Centaurium umbellatum* develops very slowly in natural conditions, short daylight has a strongly inhibiting influence on the development of the plant preventing it from flowering in the first year. Only single plants reach the blossoming stage, even if sown and set very early.

Nonetheless, as it appears from our observations the low temperature is not necessary for the transition to the generative phase. Submitted to continuous illumination or long day regime, the majority of the control plants show normal development, with only a slight delay and variability of individual features in particular plants. In this respect the effect of long day, without vernalization, does not constitute optimal conditions which would assure the uniform development of the analyzed population.

This function is fulfilled by the influence of low temperatures applied over a long period. As already mentioned, plants passing the winter in the open show a uniform rhythm of development — they flower and die more or less all at the same time.

In experiment „C", the longer the period during which the plants remained in „winter" conditions, the quicker was their generative development and the individual developmental differences between particular plants were smaller. It may be supposed that natural populations are composed of a considerable number of biotypes, showing different degrees of dependence between the rate of both vegetative and generative development and the length of exposition to lowered and low temperatures. A longer action of low temperature seems to bring about a kind of peculiar „conformism" in the reaction of particular plants and the population seems to be homogeneous to a considerable extent.

Low temperatures although not indispensable (in the sense of vernalization) to the development of plants, have, however, a stimulating effect on vegetative and generative development. The rate of differentiation of leaves is higher — also the leaves grow bigger — while on the other hand the length of the vegetative phase is reduced — the proper life of leaves and the entire life cycle are shortened. The plants blossom earlier in dependence on duration of low temperatures. The flowering period is at the same time shortened and its intensity is increased.

This stimulating and intensyfying effect of low temperatures is visible when one compares the development of control plants with those submitted to ,,vernalization'' — and also when comparing plants submitted to ,,vernalization'' during periods of various length.

On the other hand experiment ,,B'' (15 days vernalization period) seems to indicate that the age of plants does not play any part — neither does the sum of temperatures — as far as generative development is concerned. As regards the differentiation of leaves on the other hand, it was even more intensive in series III and V (see Table 1).

A similar trend of reaction has been observed in plants growing in short day conditions. In the latter, when compared with the combinations of continuous or long day conditions, significant intensification of the vegetative development tendencies was noticeable, more marked in dependence on the length of time during which the plants were submitted to low temperature conditions. This was visibly expressed by the increase of the number of leaves, their size and development of lateral rosettes. At the same time, however, when compared with the weak vegetative development of the controls, in the vernalized plants transition from the rosette to the stages of stems elongation and bud formation was quicker and more intensive. We observe therefore not an alternative or counteracting effect of low temperatures on the vegetative and generative development of plants, but a general intensyfying influence on the development process as a whole.

And finally one more remark. When comparing the development processes of plants under various regimes — development in the sense of the course of all stages of ontogenesis — it is evident that the slowest rhythm is shown by control plants of the short day series, in which some plants perish even before completing their development cycle (such cases occur also in other short day series or in long day controls — though rather exceptionally). A little more intensive, though also very slow development is shown by short day vernalized plants. The control series under continuous light come next and the plants, submitted to longer periods of vernalization, and then kept under continuous daylight were found to grow the fastest.

It seems evident that even in a combination of most unfavourable conditions (short day without vernalization), development does occur and at least part of the plants passes the entire course of ontogenesis.

The ,,quantitative'' character of reaction of the plants to external factors would seem to indicate this. Determined combinations of external factors accelerate (or retard respectively) in various degrees the course of process leading to flowering, they do not, however, condition the ability or inability of the plants to pass from the vegetative to the generative stage.

Development should be regarded as a uniform, one-way process. External factors may well cumulate their respective influences, or they may inhibit one another, and they may also act more or less independently, seemingly substituting each other in the phenotype effect.

The control plants of *Centaurium umbellatum* under long day conditions develop more quickly than those submitted to short day. In both cases, however, the rate of development is higher than that of the control series growing under short day regime and much lower than in the vernalized series kept under long day regime. I do not believe this to be caused by two „qualitatively" different processes, but, in both cases, to be the expression of „qualitatively" different factors acting „quantitatively" on the course of the same process.

This conclusions is suggested by observations carried out not only on *Centaurium umbellatum*, but also on other plants. It does not, however, permit to ascribe to this mechanism a general value and, conversely, both the diverse development processes as well as the dependence on the external conditions may assume in other plants a different pattern.

Institute of Soil Science
and Plant Cultivation
Puławy (Poland)

(Entered: 10.VIII.1960.)

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Nowa metoda jednoczesnego oznaczania transpiracji i absorpcji wody przez rośliny w kulturach wodnych. III

A new method for simultaneous determination of transpiration and absorption in water cultures. III

J. TARŁOWSKI

WSTĘP

Badań bilansu wody prowadzonych na całych (nie pozbawionych korzeni) roślinach można znaleźć w literaturze niestety bardzo mało (Unger 1861, Vesque 1878, Montfort 1922, Lachenmeier 1932, Kramer 1937, Küster 1958). Wynika to z braku odpowiedniej metody badawczej (Meyer 1956). W ostatnich latach uwaga badaczy skierowana była na dalsze doskonalenie dotychczas stosowanych metod oznaczania samej transpiracji (Huber, Miller 1954, Andersson, Hertz, Rufelt 1954, Klesznin, Strogonow, Szulgin 1954, Karmanow, Pumpianskaja 1956 a i b, Koch 1957, Decker, Wetzel 1957) bądź też samej absorpcji (Rosene 1954, Küster 1956).

W poprzednich częściach pracy (Tarłowski 1955, 1956) opisano pierwsze próby opracowania metody jednoczesnego oznaczania transpiracji i absorpcji wody przez nie uszkodzone rośliny. Wstępne doświadczenia przeprowadzone początkowo na jednej, a następnie na czterech roślinach pozwoliły przypuszczać, że nowa metoda może znaleźć zastosowanie w fizjologicznych badaniach gospodarki wodnej roślin.

W następnych latach kontynuowano pracę nad dalszym udoskonaleniem metody oraz przeprowadzono szereg prób zarówno na obiektach martwych, jak i na roślinach w celu określenia błędu i przydatności metody.

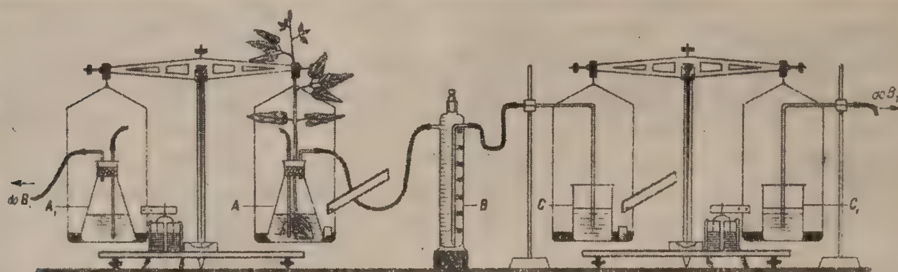
W niniejszej pracy przedstawiono najważniejsze nowe ulepszenia i modyfikacje wprowadzone w toku badań oraz poddano szczegółowej analizie błąd metody w oparciu o wyniki prób modelowych. Wstępne doświadczenia przeprowadzone na roślinach zostaną omówione w następnej pracy.

CZĘŚĆ DOŚWIADCZALNA

Zasada metody

Zasadę metody opisano już w I cz. pracy (1955, str. 709—710). Chociaż podstawowe elementy aparatu nie uległy zmianie, tym niemniej w ciągu badań wprowadzono szereg istotnych modyfikacji i ulepszeń. Dlatego wydaje się celowe krótkie bodaj opisanie całego aparatu w nowym ujęciu.

Badana roślina przymocowana jest przy pomocy igielitowego korka zalanego warstwą masła kakaowego (5 mm) w kolbie *A* (ryc. 1) o pojem-



Ryc. 1. Schemat zestawu aparatu do jednoczesnego oznaczania transpiracji i absorpcji wody (Opis w tekście)
Schematic diagram of the apparatus for the simultaneous determination of transpiration and absorption of water. The details are explained in the Polish text

ności 100 ml zawierającej pożywkę. Powietrze, zawarte nad pożywką o ściśle określonej objętości, kontaktuje się poprzez cienką rurkę gumową z cylindrem *B* skalibrowanym w ten sposób, aby można było odczytywać ilość powietrza zawartego w nim nad cieczą. Woda zawarta w cylindrze *B* kontaktuje się poprzez boczny tubus i rurki z wodą zawartą w zlewce *C*. Powierzchnia wody zalana jest olejem parafinowym.

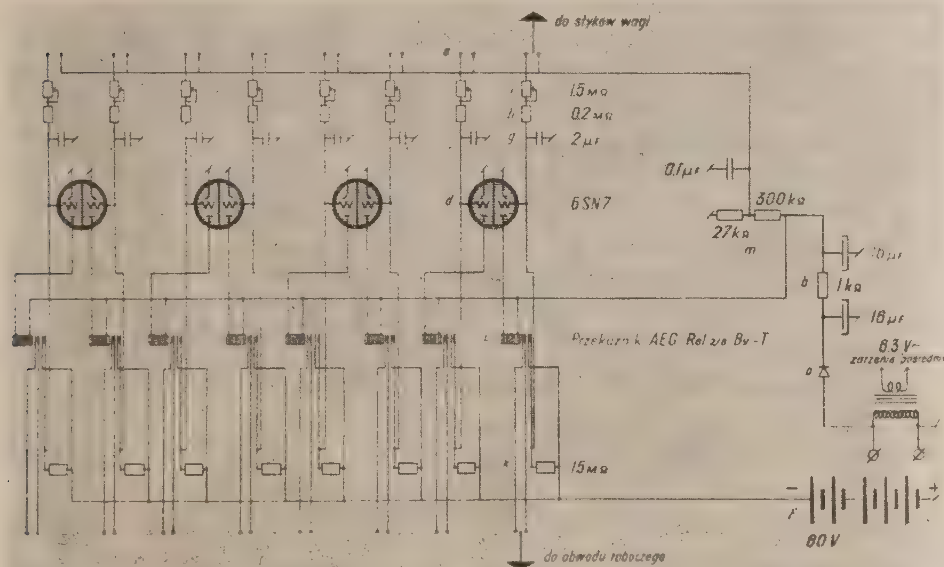
Kolba *A* i zlewka *C* stoją na szalkach dwóch wag. Na przeciwległych szalkach umieszczony jest analogiczny zestaw (bez rośliny) kompensujący wpływ temperatury na zmiany objętości i ciśnienia panujące w całym układzie (na ryc. 1 układ kompensujący — dla uproszczenia — pominięto).

Pomiar intensywności transpiracji odbywa się poprzez rejestrację na taśmie samopisu czasu spadania na szalkę wagi automatycznie zrzucanych odważników. Zrzut następuje w momencie, gdy roślina wytranspiruje 63,4 mg. Pomiar absorpcji odbywa się również wagowo. Na miejsce wody pobranej przez korzenie rośliny ciśnienie atmosferyczne wtłacza z cylindra *B* równoważną ilość powietrza. Objętość wody pobranej odpowiada objętości wody wypartej ze zlewki *C*. Ubytki wody ze zlewki *C* rejestrowane są identycznie jak w przypadku transpiracji.

Szczegółowy opis poszczególnych elementów aparatury podano w cz. I (1955, str. 710—713) i w cz. II (1956, str. 401—403) niniejszej pracy. Poniżej omówione zostaną szczegółowo jedynie nowe nie opisane dotychczas elementy.

Najważniejsze nowe elementy aparatury

W dotychczas stosowanym układzie (p. cz. I, str. 711 i cz. II, str. 402) poważnym źródłem błędów był natychmiastowy zrzut odważnika na szalkę wagi przy każdym nawet przypadkowym zwarciu styku zamykającego



Ryc. 2. Schemat układu opóźniającego (Opis w tekście)
Schematic diagram of the retarding system. The details are explained in the Polish text

obwód prądu. Zwarcie takie może nastąpić nie tylko podczas manipulacji związanych z obsługą aparatu, lecz również pod wpływem nieznacznego ruchu powietrza. Wadę tę usunięto przez zastosowanie elektronowego układu opóźniającego.

E l e k t r o n o w y u k ł a d o p ó ź n i a j ą c y. Zasada działania układu opóźniającego (ryc. 2) jest następująca: Napięcie sieci (220 V, 50 Hz) wyprostowane *a* i przefiltrowane *b* przyłożone jest poprzez uzwojenie przekaźnika *c* do anody triody 6SN7 *d*. Potencjał ujemny *f* doprowadzony jest do siatki lampy poprzez opór *k*. Ujemny biegun napięcia zasilającego i katodę lampy dołączono do masy châssis.

Opóźnienie zadziałania uzyskano przez zastosowanie układu czasowego *g, h, i*. W omawianym układzie odblokowanie lampy następuje po upływie około jednej stałej czasu (3,4 sek.), tzn. dopiero po upływie około 3,4 sekundy od momentu zwarcia styków przy wadze przez lampę przepłynie prąd umożliwiający zadziałanie przekaźnika *c*, zwarcie pierwszej pary jego styków, czyli zamknięcie obwodu roboczego (zrzut odważnika i zapis na taśmie). Aby jednak natychmiast po zadziałaniu układ był gotowy do przyjęcia następnego impulsu, przekaźnik *c* zaopatrzony jest w drugą parę styków, zwierających się w ułamek sekundy po zwarciu pierwszej pary. Zwarcie drugiej pary powoduje natychmiastowe zatkanie lampy (prąd dopływający z baterii z pominięciem oporu *k* przeładowuje siatkę lampy do pierwotnego potencjału —60 V).

Stałość czasu opóźnienia polepszono przez przyłożenie do drugiego styku na wadze potencjału dodatniego (około +24 V) z dzielnika oporowego *m*. A zatem kondensator *g* musi ulec przeładowaniu z —60 do +16 V (na oporach *i*, *h* spadek napięcia wynosi około —8 V). Przy takim rozwiązaniu odblokowanie lampy następuje w stromej części krzywej, zwarcie styków przekaźnika jest praktycznie momentalne i występuje po upływie 3,4 sek.

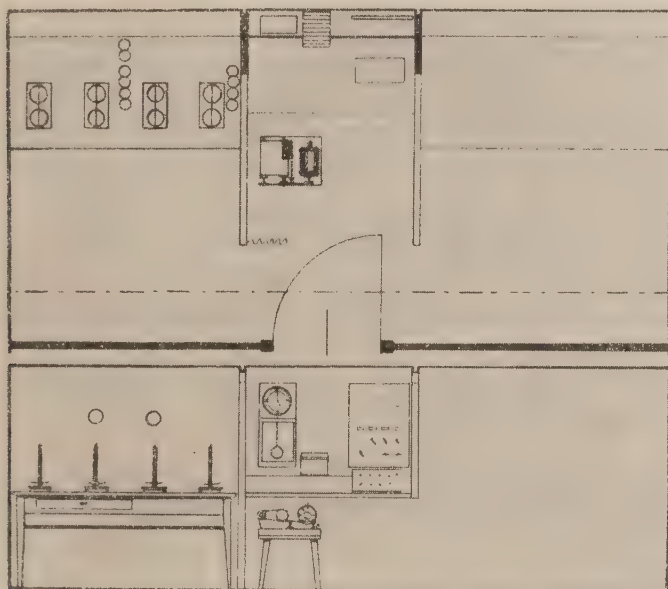
We wszystkich doświadczeniach wykonanych w latach 1956 i 1957 stosowano styki opisane w II cz. pracy (1956, str. 402). Okazało się przy tym, że elastyczność sprężyn stykowych utrudnia trwałe zwarcie niezbędne do zadziałania układu lampowego. Dlatego zastosowano styki rtęciowe.

S t y k i r t ę c i o w e z w i e r a n e p r z e z w a g i. Styk wykonany z nierdzewnej stali (ryc. 1) przymocowany jest uchwytem z polichlorku winylu do szalki wagi. Krótsze ramię zwieracza styka się z powierzchnią rtęci w momencie, gdy strzałka wagi przechodzi przez punkt zerowy skali. Powierzchnia rtęci w naczyńkach zalana jest 10 mm warstwą oleju parafinowego (dla wyeliminowania szkodliwego wpływu par rtęci na rośliny). Naczyńka z rtęcią włączone są w obwód prądu sterującego potencjał siatki triody układu opóźniającego. Prąd przepływający przez styk wynosi około 5 μA, a więc przy różnicy potencjałów 76 V (—60 V ÷ 16 V) iskrzenie styku nie zachodzi, a jego oksydacja jest wykluczona.

Warunki, w jakich przeprowadzano pomiary

Zgodnie z wnioskiem wysuniętym w II cz. pracy (str. 407) wszystkie próby i doświadczenia przeprowadzane były w kabinie doświadczalnej w kontrolowanych warunkach oświetlenia, temperatury i wilgotności powietrza.

K a b i n a d o ś w i a d c z a l n a. Kabina doświadczalna zainstalowana była w piwnicy. Rozmieszczenie aparatury przedstawia schematycznie ryc. 3. Pomieszczenie oświetlane było wyłącznie światłem żarowym (lampy 300 W zawieszone bezpośrednio nad roślinami — 50 cm nad



Ryc. 3. Schemat kabiny doświadczalnej. Widok z góry i z boku. (Opis w tekście)
Schematic diagram of the experimental chamber. Top and side views. The details are explained in the Polish text

szalkami wagi). Podczas doświadczeń prowadzonych w ciemności przyrządy pomiarowe oświetlane były słabym światłem zielonym (żarówki 1,3 W zanurzone w roztworze zieleni świetlistej — światło docierające do roślin 1,5 luxa).

Temperaturę regulowano przy pomocy grzejników oporowych rozpiętych pod stołami, a wilgotność powietrza przy pomocy wentylatora tłoczącego powietrze przez filtr z bezwodnym $CaCl_2$. Temperaturę mierzono z dokładnością do 0,1°C, wilgotność powietrza — według wskazań psychrometru Augusta (co 15 minut). Obsługa całej instalacji i przyrządów dokonywana była przy pomocy tablicy sterowniczej umieszczonej w kabinie pomiarowej pomiędzy kamerami doświadczalnymi.

Analiza błędu metody

Przebieg badanych procesów notowany jest samoczynnie na taśmie. Z zapisów można wykreślić diagram (cz. I, str. 715—717) przedstawia-

jący intensywność transpiracji i absorpcji wody w ciągu doświadczenia. Aby ustalić wielkość błędu, jakim obarczone są uzyskane w ten sposób wyniki, poddano analizie wszystkie, zdaniem autora, możliwe źródła błędów wymienione poniżej.

1. Pomiar czasu.

2. Różnice w ciężarze odważników.

3. Błąd odczytu odcinka czasu między zrzutami kolejnych odważników.

4. Niezgodności w czasie pomiędzy momentem ubytku ciężaru na wadze (63,4 mg) a momentem zrzutu odważnika wynikającego z:

a. ewentualnych zaburzeń w pracy układu opóźniającego i bezwładności kotwic elektromagnesów wyrzutników,

b. elastyczności sprężyn stykowych,

c. bezwładności wagi, hamowanej przez rurki gumowe łączące kolby A i A_1 z cylindrami B i B_1.

5. Różnice w ilości powietrza zamkniętego w układzie doświadczalnym z rośliną i w układzie kompensacyjnym.

6. Zmiany składu i ciśnienia powietrza zamkniętego w kolbie A i cylindrze B, zachodzące przede wszystkim wskutek oddychania korzeni badanych roślin.

1. W części II pracy opisano, w jaki sposób notowane są na taśmie zrzuty odważników oraz pięciominutowe odcinki czasu. Błąd mierzony przy najszybszym biegu taśmy (VII — 50 mm/min) nie przekracza 0,6 sek.

2. Różnice w ciężarze odważników nie przekraczają ± 20 μg.

3. Wielkość błędu w odczycie odcinka czasu między zrzutami kolejnych odważników zależy od szybkości ruchu taśmy. We wszystkich doświadczeniach odcinki te mierzono z dokładnością do 0,5 mm. Długość ta odpowiada dla I biegu — 4,57 sek., a dla VIII — 0,6 sek. Oczywiście wartość tego błędu zależy od intensywności procesu i tak:

Intensywność procesu w mg/min	Błąd w % dla biegu I	VIII
126,8	15,2	2,00
63,4	7,6	1,00
3,17	0,38	0,05

W doświadczeniach z roślinami intensywność procesów nie była nigdy większa niż 100 mg/min, a szybkość ruchu taśmy dobierano tak, aby błąd nie przekraczał 1—2%.

4. a. Błędy wynikające z bezwładności mechanicznych elementów

urządzenia do automatycznego zrzutu odważników przy zastosowaniu prądu zasilającego o napięciu 220 V nie przekraczają 0,1 sek.

b. c. Jak można oczekiwać, największe błędy mogą powstać w wyniku hamowania swodobnego ruchu wag przez rurki gumowe łączące kolby A i A_1 z cylindrami B i B_1. Aby ustalić wielkość tego błędu, przeprowadzono szereg prób na obiektach martwych. Po zmontowaniu całej aparatury (tak jak ona pracuje podczas doświadczeń z roślinami) badano intensywność parowania etanolu i eteru siarkowego z wolnej powierzchni. Założono przy tym, że w stałej temperaturze szybkość parowania cieczy jest wielkością stałą, a zatem zrzuty odważników powinny następować w regularnych odstępach czasu. Jednak w miarę obniżania się poziomu cieczy w naczyniu (oraz wzrastania prężności pary cieczy parującej w powietrzu) szybkość parowania będzie regularnie maleć, tzn. odcinki czasu między zrzutami będą stopniowo wzrastać. W celu zbadania wielkości błędu przy różnych intensywnościach przebiegu badanych procesów stosowano różną wielkość powierzchni parowania oraz ciecze o różnej lotności. W ten sposób ustalono wielkość błędu przy intensywnościach od 16,05 do 197,2 mg/min. przy zastosowaniu styków sprężynowych jak i rtęciowych.

Średni błąd obliczono w sposób następujący: Kolejne zapisy na taśmie przeliczono na sekundy i otrzymany rząd liczb wyrównano metodą szeregu różnic dla wyliczenia krzywej teoretycznej. Ze wzoru krzywej wyliczono wartości teoretyczne (y_t). Z odchyleń wartości empirycznych (y_e) obliczono średni błąd. Ponieważ próby dotyczyły przebiegu procesu fizycznego. badanego na aparacie mechanicznym, przyjęto poziom ufności $P = 0{,}01$.

W tabeli 1 (str. 80) przytoczono dla przykładu wyniki jednej z takich prób. W badanym przedziale intensywności ustalono, że średni błąd przy zastosowaniu styków sprężynowych nie przekracza 5—6%, zaś przy zastosowaniu styków rtęciowych 3—4%.

Omawiany wyżej błąd dotyczy oczywiście wyłącznie oznaczeń parowania, tzn. w doświadczeniach z roślinami — transpiracji, bowiem ruchy wagi, na której odbywa się oznaczanie absorpcji, są niemal zupełnie swobodne. Cienkie kapilary zanurzające się i wynurzające ze zlewek nie mogą zakłócać normalnych wskazań wagi.

Oznaczanie absorpcji oparte jest na wyrównywaniu spadku ciśnienia powietrza zamkniętego w naczyniach A i B, wywołanego ubytkiem wody — kosztem wody wypartej ze zlewki C pod wpływem ciśnienia atmosferycznego.

Podstawowym źródłem błędów przy takim pomiarze będą czynniki wpływające na wielkość ciśnienia powietrza zamkniętego w naczyniach. Przede wszystkim należy wymienić tu temperaturę. Wpływ zmian tem-

Tabela 1 — Table 1

Przebieg parowania eteru siarkowego z 2 naczyniek o łącznej pow. 8,30 cm². stojących na wadze przystosowanej do oznaczania transpiracji (ruch wagi hamowany przez rurki gumowe. obciążenie szalek 2×120,0 g) Styki rtęciowe

The evaporation of ethyl ether from two dishes of total surface area 8.30 sq. cm. placed on a balance adapted for transpiration determinations (the movements of the balance are retarded by rubber tubes, the load on the scales was 2×120.0 g) Mercury contacts

L.p. No	Czas wyparowywania 63,4 mg eteru w sekundach Time of evaporation of 63.4 mg of ether sec.		Intensywność parowania w mg/min Intensity of evaporation mg./min.		Błąd Error
	emp(y_e) empirical (y_e)	teor.(y_t) theoretical (y_t)	empiryczna empirical	teoretyczna theoretical	
0		58,18			
1	59,7	58,84	63,72	64,65	—0,93
2	58,2	59,60	65,36	63,93	+1,43
3	61,7	60,16	61,65	63,23	—1,58
4	61,7	60,83	61,65	62,53	—0,88
5	61,7	61,49	61,65	61,86	—0,21
6	64,8	62,15	58,70	61,21	—2,51
7	63,2	62,81	60,19	60,56	—0,37
8	66,3	63,48	57,37	59,92	—2,55
9	67,1	64,14	56,69	59,31	—2,62
10	65,9	64,80	57,72	58,66	—0,94
11	64,0	65,46	59,44	58,08	+1,36
12	65,5	66,13	58,08	57,52	+0,56
13	68,1	66,79	55,86	56,95	—1,09
14	67,8	67,45	56,11	56,39	—0,28
15	67,8	68,12	56,11	55,84	+0,27
16	68,2	68,78	55,78	55,29	+0,50
17	69,8	69,44	54,50	54,76	—0,26
18	64,0	70,10	59,44	54,25	+5,19
19	71,7	70,77	53,05	53,75	—0,70
20	69,0	71,43	55,13	53,25	+1,87
21	71,7	72,09	53,05	52,77	+0,28

Razem — Total + 14,92 — 11,45

Analiza zmienności: Równanie prostej: $y = 58{,}1768 + 0{,}66277\ \bar{\bar{x}}$. Przedział ufności dla $P = 0{,}01$ 4,99 mg/min Średni błąd: 1,7 mg/min, co stanowi 2,72 do 3,33%.

Uwaga: Parowanie 1,331 g eteru trwało 22 minuty 58 sekund, wskutek tego spadek intensywności parowania spowodowany obniżaniem się menisków w naczyńkach był tak mały, że przebieg procesu można traktować jako prostolinijny, tzn. zgodny z równaniem typu: $y = a + bx$.

Analysis of variation: the equation of the straight line is $y = 58.1768 + 0.66277\ \bar{\bar{x}}$ confidence interval for $P = 0.01$ is 4.99 mg./min. mean error = 1.7 mg./min. which amounts to 2.72 to 3.33 pct.

Note: The evaporation of 1.331 g. of ether lasted 22 min. 58 sec. The drop of the evaporation intensity caused by the downward movement of menisci in the dishes must have been, therefore, so small that the course of the process may te regarded as being linear, i.e. conformable with the type $y = a + bx$.

peratury wyeliminowano, jak wiadomo, przez zastosowanie układu kompensacyjnego.

Wielkość błędu, jaki może powstać wskutek różnic w ilości powietrza zamkniętego w obu układach, omówiono już w I cz. pracy (str. 718—719).

W świetle tych rozważań szczególnej wagi nabiera sposób określania zawartości powietrza zamkniętego w naczyniach. Postępowanie jest tu następujące: po obsadzeniu rośliny w korku i po zastygnięciu uszczelniającej warstwy masła kakaowego kolbę wypełnia się wodą. Po usunięciu pęcherzyków powietrza wyciąga się (przez obsadzoną na stałe w korku rurkę szklaną) wodę pipetą z dokładnością do 0,1 ml. Zawartość powietrza w cylindrze *B* określa się również z tą samą dokładnością. Przy dokładnym skalibrowaniu rurek łączących naczynia i starannym usunięciu powietrza przylegającego do korzeni można uzyskać zgodność ilości powietrza zawartego w obu zestawach z dokładnością do 0,1 — 0,2 ml. Przy takiej różnicy zmiana temperatury o 10°C powoduje zmianę objętości powietrza o 0,007 ml, co odpowiada 7 mg wody.

Odrębnym źródłem błędów może być zmiana ciśnienia powietrza zamkniętego w naczyniach, powstająca wskutek zmiany poziomów cieczy w zlewce *C* i cylindrze *B*. Błędów tych można uniknąć przez stopniowe obniżanie cylindra *B* w miarę podnoszenia się w nim poziomu wody lub przez odpowiednie zwiększenie średnicy obu naczyń.

Dla kontroli poprawności oznaczeń sumarycznej absorpcji wody w ciągu całego doświadczenia przeprowadza się następującą manipulację. Po zakończeniu doświadczenia wlewa się do kolby *A* przy pomocy biurety tę samą ilość wody, jaka została pobrana przed doświadczeniem. Objętość wody, jaką należy dolać dla całkowitego wyparcia powietrza z kolby, odpowiada ilości wody pobranej przez roślinę w czasie doświadczenia. Jeśli ciężar dolanej wody zgadza się z ciężarem odważników zrzuconych na szalkę wagi, to pomiar absorpcji jest prawidłowy.

5. Oddychanie korzeni absorbujących wodę powoduje zmiany w składzie powietrza zamkniętego w układzie, co z kolei mogłoby wpłynąć na wielkość ciśnienia tego powietrza.

Przeprowadzono szereg prób, które miały na celu określenie intensywności oddychania korzeni badanych roślin oraz zmiany w zawartości O_2 i CO_2 w powietrzu zamkniętym w naczyniach.

W tabeli 2 podano średnie wyniki z oznaczeń intensywności oddychania korzeni fasoli szparagowej «Saxa», hodowanej w kulturze wodnej (odmiana ta była obiektem wszystkich dotychczasowych doświadczeń). Intensywność oddychania oznaczano w aparacie W a r b u r g a, w temperaturze 25°C. Zbadano intensywność oddychania: wierzchołków korzeni, młodych i starych korzeni (zanurzonych w pożywce i umieszczonych w wilgotnej atmosferze) oraz korzeni różnego wieku pociętych na

5 mm odcinki. Oddychanie korzeni pociętych badano w celu ustalenia, jak wpływa na intensywność oddychania uszkodzenie lub złamanie pewnej drobnej ilości korzeni podczas obsadzania roślin w kolbach.

Jeśli uwzględnić średni procentowy udział poszczególnych grup korzeni w ogólnej ich masie, to z pewnym przybliżeniem można określić intensywność oddychania korzeni fasoli w kulturze wodnej w temperaturze 25°C na około 8 ml pochłoniętego tlenu na 1 g świeżej masy na 24 godziny.

Aby określić, jakie zmiany w składzie powietrza zamkniętego w układzie zachodzą podczas doświadczenia, zbadano zawartość tlenu i dwutlenku węgla w powietrzu zamkniętym przed i po doświadczeniu.

Tabela 2 — Table 2

Intensywność oddychania korzeni fasoli szparagowej „Saxa", w temp. 25 C, w przeliczeniu na 1g świeżej masy (średnie z 5 powtórzeń)

The intensity of respiration of roots of the bean „Saxa" at 25°C calculated to one g. of the fresh mass (Mean values from 5 repetitions)

Korzenie Roots	Środowisko Environment	Zużycie tlenu w ml Consumption of oxygen ml.		%	4×5
		na 1 godz. in 1 hour	na 24 godz. in 24 hours		
1	2	3	4	5	6
Wierzchołki Tips	pożywka nutrient	0,4308	10,339	10	103,39
Młode Young	pożywka nutrient	0,4189	10,054	28	281,51
Młode Young	powietrze air	0,3145	7,548	10	75,48
Stare Old	pożywka nutrient	0,2792	6,700	15	100,50
Stare Old	powietrze air	0,2764	6,633	35	222,15
Pocięte na odcinki 5 mm cut in 5 mm sections	pożywka nutrient	0,6714	16,113	2	32,23
Razem — Total				100	815,26

815,26 : 100 = **8,15**

Uwaga:

Kolumna 5 przedstawia procentowy udział poszczególnych próbek korzeni w całej ich masie.

Kolumna 6 — iloczyn intensywności oddychania danej próbki i procentowego udziału w masie korzeni.

Note:

Column 5 lists the percentage share of the particular root samples in the total mass of roots.

Column 6 lists the products of the respiration intensity of a sample (col. 4) and of the precentage share of the sample in the root mass (col. 5).

Tabela 3 — Table 3

Zmiany w składzie powietrza zamkniętego w naczyniach doświadczalnych zachodzące wskutek oddychania korzeni

The changes in the composition of air inside the experimental vessels caused by the respiration of roots

Naczynia Vessel	Próba I Experiment I			Próba II Experiment II		
	A	*B*	*A+B*	*A*	*B*	*A+B*
Objętość powietrza przed dośw. Volume of air before experiment	50,0	50,0	100,0	50,0	50,0	100,0
Objętość powietrza po dośw. Volume of air after experiment	60,4	36,5	96,9	57,7	38,8	96,5
Objętość powietrza —CO_2 Volume of air —CO_2	54,0	35,0	89,0	52,5	37,5	90,0
Objętość CO_2 **Volume of CO_2**	6,4	1,5	**7,9**	5,2	1,3	**6,5**
Objętość powietrza —O_2 Volume of air —O_2	49,0	28,5	77,5	46,5	30,5	77,0
Objętość O_2 **Volume of O_2**	5,0	6,5	**11,5**	6,0	7,0	**13,0**
Procentowa zawartość CO_2 Percentage content of CO_2	10,6	4,1	8,1	9,0	3,3	6,7
Procentowa zawartość O_2 Percentage content of O_2	8,3	17,8	11,9	10,4	18,0	13,3
Norm. zawart. O_2 w danej obj. Normal O_2 content in given volume	12,1	7,3	19,4	11,6	7,8	19,3
Zawartość O_2 po doświadczeniu Content of O_2 after experiment	5,0	6,5	11,5	6,0	7,0	13,0
Zużycie O_2 w doświadczeniu Consumption of O_2 in experiment	7,1	0,8	**7,9**	5,6	0,8	**6,3**
Iloraz oddechowy $CO_2:O_2$ Respiratory quotient ($CO_2:O_2$)			1,000			1,031
Różnica w objętości gazu przy temp.=const Difference in volume of gas when temp.=constant			0,0			0,2

Uwaga: Obie próby (I i II) trwały po 20 godzin. W czasie wykonywania prób ciśnienie atmosferyczne wynosiło 755 mmHg. Temperatura przed doświadczeniem: 26°C, po doświadczeniu: 20°C. Wskutek spadku temperatury z 26° do 20°C przy nie zmienionym ciśnieniu atmosferycznym objętość powietrza zamkniętego w obu naczyniach powinna zmniejszyć się ze 100,0 do 97,007 ml. Błąd odczytu wynosi zatem w próbie I — 0,1 ml, a w próbie II — 0,5 ml.

Wszystkie dane w tabeli wyrażono w ml. Ciężar świeżej masy korzeni wynosił: w próbie I 3,115 g; w próbie II 1,930 g. Absorpcja wody w przeliczeniu na 1 g św. m./1 godz. wynosiła: w próbie I 0,17 g; w próbie II 0,20 g.

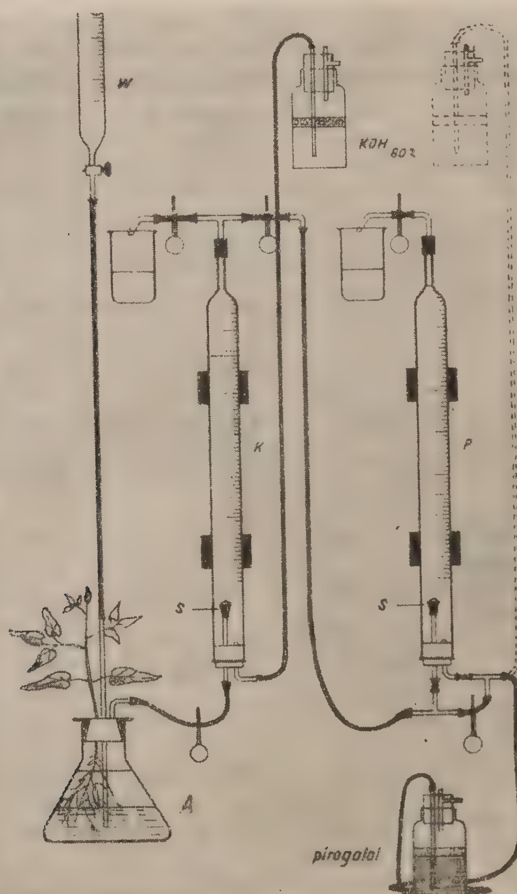
Note: Both experiments (I and II) lasted 20 hours each. Throughout the experiments the atmospheric pressure was 755 mm. of the Hg column and the temperature was 26°c before and 20° after the experiment. When temperature dropped from 26 to 20 C and the atmospheric pressure remained unchanged the volume of air inside the two vessels had to decrease from 100.0 to 97.007 ml. This means that the error in the readings was 0,1 and 0.5 ml. in experiments I und II respectively.

All the data in the above table are in mililitres. The weight of the fresh mass of roots was 3.115 g. in experiment I, 1.930 g. in experiment II.

The absorption of water par one gram of the freash mass of roots during one hour was 0.17 g. in experiment I, 0.20 g. in experiment II.

Zawartość O_2 i CO_2 oznaczano przy pomocy aparatu przedstawionego na ryc. 4. Aparat składa się z trzech biuret, ruchomych zbiorników wodorotlenku potasu (60% KOH) i alkalicznego roztworu pirogalolu (mieszanina 33% pirogalolu i 60% KOH) oraz z łączących je rurek.

Powierzchnia KOH i pirogalolu w zbiornikach zalana jest warstwą oleju parafinowego dla ochrony przed zetknięciem z powietrzem.



Ryc. 4. Schemat aparatu do oznaczania zawartości O_2 i CO_2 w powietrzu zamkniętym w naczyniach zestawu doświadczalnego (Opis w tekście)

Schematic diagram of the apparatus used for determinations of the O_2 and CO_2 contents in the air inside the vessels of the experimental set-up. The details are explained in the Polish text

Ilość powietrza zawartego w badanej próbie określa się na podstawie ilości wody pobranej z biurety *W* potrzebnej do jego wyparcia. W biurecie *K* oznacza się zawartość CO_2. Pozostały w niej gaz przetłacza się do biurety *P*, gdzie oznacza się zawartość O_2. Aby zapewnić całkowite

pochłanianie oznaczonego gazu, powietrze tłoczy się przez sitka z piaskowca (oznaczone na ryc. 4 literą *S*) rozbijające bańki powietrza na drobne pęcherzyki. Szybkość przepływu powietrza reguluje się zmieniając poziom zbiorników. W momencie odczytywania zawartości gazu w biurecie umieszcza się połączony z nią zbiornik na wysokości menisku.

W tabeli 3 przedstawiono wyniki prób poświęconych badaniu zmian, jakim ulega skład powietrza zamkniętego w naczyniach *A* i *B* podczas doświadczenia.

Z liczb zawartych w tabeli 3 widać, że skład powietrza w kolbie *A* i w cylindrze *B* po doświadczeniu jest różny. Tłumaczy się to utrudnioną dyfuzją gazów przez cienką rurkę gumową łączącą oba naczynia. Tym niemniej ilość pochłoniętego przez korzenie tlenu odpowiada ilości wydzielonego dwutlenku węgla.

Gromadzenie się gazowego CO_2 w powietrzu zamkniętym w kolbie jest wynikiem małej rozpuszczalności dwutlenku węgla w pożywce, której pH waha się w granicach od 5,2 do 5,7.

Na podstawie przytoczonych danych można więc sądzić, że zmiana składu powietrza podczas doświadczenia nie wpływa istotnie na wielkość jego ciśnienia, a co za tym idzie nie może wywierać wpływu na wyniki oznaczeń absorpcji wody przez korzenie rośliny.

Aby uniknąć ewentualnej dyfuzji CO_2 przez korek i cienkościenne rurki gumowe do atmosfery zewnętrznej, gdzie ciśnienie parcjalne CO_2 jest znacznie mniejsze, zastosowano do uszczelnienia kolby *A* korek igielitowy, a rurkę gumową nasycono szkłem organicznym. Jak stwierdzono doświadczalnie, zabezpieczenie takie pozwala utrzymać w kolbie *A* zawartość CO_2 zmieszanego z powietrzem w stosunku 1 : 1 przez 48 godzin na nie zmienionym poziomie.

Jak wynika z powyższej analizy źródeł i wielkości błędów mogących powstać w oznaczaniu badanych procesów przy pomocy opisywanego aparatu, nawet przy skumulowaniu wszystkich błędów nie mogą one w sumie przekroczyć 4—6% oznaczanych wartości (oczywiście w rozważaniach tych pominięto błędy związane z samą rośliną). Jak podkreślono wyżej, najpoważniejszy udział w tym sumarycznym błędzie stanowią różnice we wskazaniach wag, wynikające z oporów, jakie w ich swobodnym ruchu stawiają rurki gumowe, łączące kolby *A* i A_1 z cylindrami *B* i B_1. Należy zaznaczyć, że stosowane wagi były mało precyzyjne, dlatego też wielkość opisywanego błędu można zmniejszyć przy użyciu bardziej dokładnych wag analitycznych. Podobnie można zmniejszyć błędy w odczycie odcinków czasu pomiędzy kolejnymi zrzutami odważników, regulując w odpowiedni sposób szybkość przesuwu taśmy samopisu.

DYSKUSJA

Przy ocenie jakiejkolwiek nowej metody najważniejszym bodaj zagadnieniem jest analiza źródeł i ustalenie wielkości błędów. Należy jednak wyraźnie rozgraniczyć błędy wynikające z podstawowych założeń metody oraz błędy wynikające z technicznego wykonania stosowanej aparatury.

Jak wynika z dokonanej wyżej analizy, najważniejsze źródło błędów metody tkwi w samej zasadzie. Mianowicie oznaczanie obu procesów dokonywane jest wagowo, lecz naczelna zasada prawidłowego funkcjonowania wagi — swobodny jej ruch — w przypadku oznaczania transpiracji, jest naruszona wskutek hamowania go przez rurki łączące poszczególne naczynia. Wartość wszystkich pozostałych błędów, wynikających z konstrukcyjnych rozwiązań poszczególnych elementów aparatury jest wielkością zmienną, zależną od precyzji technicznego ich wykonania.

Należy tu podkreślić, że opisany aparat w całej pełni zasługuje na miano prototypu. Wszystkie niemal jego części (z wyjątkiem wag, silnika samopisu, zegara wraz z przekaźnikiem RKZS oraz fabrycznych detali układu opóźniającego) zostały wykonane laboratoryjnie, co niewątpliwie odbiło się na ich precyzyjności.

Szereg modyfikacji i ulepszeń wprowadzono w toku prób. Lecz nawet na podstawie niewielkiej jeszcze liczby doświadczeń można z całą pewnością przewidzieć daleko idące udoskonalenia, a mianowicie:

1. Przez zastosowanie odważników o mniejszym ciężarze można znacznie zmniejszyć wielkość skoku oznaczeń, zbliżając się w ten sposób do granicy, jaką stanowi czułość wag.

2. Przez zastosowanie wag o większej nośności (np. do 500 g) przy nie zmienionej ich czułości (10 mg) można zwiększyć pojemność kolby mieszczącej badaną roślinę, a więc i wielkość badanych obiektów. Zmiana taka nie powinna wpłynąć na dokładność oznaczeń, jeśli tylko zostanie zachowana zasada zamykania w układzie kontrolnym i doświadczalnym jednakowych ilości powietrza.

3. Przez zastosowanie do napędu wału samopisu przekładni ciągłej (tarciowej) można dowolnie regulować szybkość przesuwu taśmy, a tym samym zmniejszyć błąd przy odczycie odcinków czasu pomiędzy zrzutami kolejnych odważników.

4. Przez zastosowanie nowoczesnych samopiszących przyrządów pomiarowych do oznaczania temperatury i wilgotności powietrza — umożliwić prowadzenie badań w absolutnej ciemności.

Na zakończenie autor pozwala sobie wyrazić wdzięczność wszystkim osobom, które okazały pomoc w wykonywaniu niniejszej pracy.

Szczególnie serdeczne podziękowanie autor składa prof. dr Helenie Bireckiej za krytyczną ocenę całej pracy i cenne uwagi przy analizowaniu błędu metody, prof. drowi Franciszkowi Majewskiemu za łaskawe udostępnienie pomieszczeń w swoim Zakładzie dla przeprowadzenia prób i doświadczeń.

STRESZCZENIE

1. Opisano metodę jednoczesnego oznaczania transpiracji i absorpcji wody przez nie uszkodzone rośliny w kulturach wodnych.

Oba procesy oznaczane są wagowo. Pomiary transpiracji i absorpcji wody, które można prowadzić nieprzerwanie w ciągu wielu godzin, dokonywane są przez automatyczną rejestrację czasu potrzebnego do wyparowania lub pobrania przez roślinę 63,4 mg wody. Transpiracja oznaczana jest bezpośrednio na podstawie zmniejszania się ciężaru naczynia z rośliną, absorpcja zaś pośrednio, a mianowicie: na miejsce pobranej wody przez korzenie rośliny ciśnienie atmosferyczne wtłacza równoważną objętość powietrza z połączonego z naczyniem cylindra. Powoduje to z kolei wyparcie z otwartego naczynia stojącego na szalce wagi równoważnej objętości wody z tegoż cylindra. Rejestrowane automatycznie ubytki ciężaru tego naczynia odpowiadają wielkością absorpcji wody. Aparat przystosowany jest do jednoczesnego badania czterech roślin.

2. W celu zwiększenia precyzyjności działania układu rejestrującego i wyeliminowania przypadkowych zapisów zastosowano elektronowy układ opóźniający oraz wprowadzono szereg ulepszeń w porównaniu z prototypem opisanym w cz. I i II niniejszej pracy (Tarłowski 1955, 1956).

3. Szczegółowo przeanalizowano źródła błędów metody w oparciu o wyniki prób przeprowadzonych na modelach martwych. Błąd własny metody nie przekracza 5%.

4. Omówiono możliwości dalszego udoskonalenia metody.

Zakład Fizjologii Roślin SGGW
w Warszawie

(Wpłynęło dn. 4.8.1960 r.)

SUMMARY

1. The paper describes a method for the simultaneous determination of transpiration and water absorption by undamaged plants in water cultures.

Both processes are determined by weight. The determinations of transpiration and water absorption can be continued uninterruptedly for many hours and consist in automatic recording of the time necessary for the evaporation or the absorption by a plant of 63.4 mg. of water. Transpiration is determined directly from the decrease of the weight of the vessel containing water in which the plant is cultivated. The determinations of absorption are indirect and are based on the following principle: the volume of water absorbed by the roots of an experimental plant is replaced by an equal volume of air forced into the vessel by atmospheric pressure

from a connected cylinder. This, in turn, causes the flow of an equal volume of water to the cylinder from an open vessel placed on a balance. The decreasing weight of the open vessel is recorder automatically and the decrease corresponds to the abosrption of water by the plant. The apparatus is constructed for the simultaneous observation on four plants.

2. To make more precise the functioning of the registering system and to eliminate haphazard records an retarding, electronic devise was used and many other improvements in comparison with previously decribed apparatus (Tarłowski 1955, 1956) were introduced.

3. A detailed analysis of the error sources of this method is given based on the results from the experiments with nonliving models. The error of this method does'nt exceed 5%.

4. The possibilities of further improvement of the method are discussed.

Department of Plant Physiology
High School of Agriculture
in Warsaw

(Entered: 4.8.1960)

LITERATURA

Andersson N. E., Hertz C. H., Rufelt H., 1954, Physiol. Plant. 7:753—767.
Decker J. P., Wetzel B. F., 1957, Forest Sci. 3:350—354.
Huber B., Miller R., 1954, Ber. dtsch. bot. Ges. 67:223—234.
Karmanow W. G., Pumianskaja S. L., 1956 a, Biofizika 1 (1):43—48.
Karmanow W. G., Pumpianskaja S. L., 1956 b, Agrobiołogija 6 (102): 117—124.
Kleszmin A. P., Strogonow B. P., Szulgin I. A., 1954, Fizjoł. rastienij 1 (2):188—192.
Koch W., 1957, Planta 48 (4):418—452.
Kramer P. J., 1937, Amer. J. Bot. 24:10—15.
Küster H. J., 1956, Ber. dtsch. bot. Ges. 69 (2):67—74.
Küster H. J., 1958, Ztsch. f. Bot. 46 (1):67—74.
Lachenmeier J., 1932, Jb. wiss. Bot. 76:765—827.
Meyer B. S., 1956, Handbuch d. Pflanzenphysiol. Band III: 596—614, Springer-Verlag.
Montfort C., 1922, Ztsch. f. Bot. 14:97—172.
Rosene H., 1954, Physiol. Plantarum 7 (1):190—194.
Tarłowski J., 1955, Acta Soc. bot. Pol., 24:705—722.
Tarłowski J., 1956, ibid. 25:401—408.
Unger F., 1861, Sitzb. Akad. Wien Abt. 1, 44:81—127, 327—368.
Vesque J., 1878, Ann. Sci Nat. 6 ser. Bot. 6:169—209.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Wstępne badania nad jednocześnie i nieprzerwanie oznaczaną intensywnością transpiracji i absorpcji wody u nie uszkodzonych roślin fasoli w kulturach wodnych

Preliminary studies the rate of transpiration and water absorption by intact bean plants in water culture determined continuously and simultaneously

J. TARŁOWSKI

W poprzednich pracach (Tarłowski 1955, 1956, 1961) opisano nową metodę jednoczesnego oznaczania transpiracji i absorpcji wody przez całe, nie uszkodzone rośliny. W ostatniej z tych prac opisano nowe modyfikacje aparatury i dokonano szczegółowej analizy błędu metody w oparciu o wyniki prób przeprowadzonych na modelach martwych.

Na ulepszonym aparacie, podobnie jak w ubiegłych latach, wykonano szereg doświadczeń z roślinami. Podstawowym ich celem było przebadanie pracy aparatu w warunkach ustabilizowanych, tzn. przy możliwie małych zmianach warunków zewnętrznych (aby sprawdzić możliwość uchwycenia drobnych wahań w intensywności obu procesów) oraz przy możliwie dużych i gwałtownych zmianach tych warunków (aby sprawdzić, czy i w tym przypadku metoda pozwala wiernie notować przebieg badanych procesów).

CZĘŚĆ DOŚWIADCZALNA

Materiał roślinny

Wszystkie badania wykonano na fasoli szparagowej „Saxa", hodowanej w kulturze wodnej na pożywce według Bassalika (Tarłowski 1956).

Rośliny po skiełkowaniu przenoszono na gazę do krystalizatorów, gdzie rosły na wodzie wodociągowej do rozwinięcia pierwszej pary listków. Następnie przenoszono po 4 rośliny do jednolitrowych naczyń na pełną pożywkę, którą zmieniano co kilka dni. Ubytek wody uzupełniano codziennie utrzymując poziom pożywki na takiej wysokości, aby tylko część korzeni była zanurzona w roztworze, co umożliwiało utrzymanie normalnych warunków oiddychania korzeni bez przewietrzania.

Wszystkie rośliny rosły i rozwijały się normalnie. Po rozwinięciu 6—7 pięter liści trójdzielnych kwitły i wykształcały normalne strąki.

Technika przygotowania doświadczeń i ich likwidacji

Niemal wszystkie przeprowadzone doświadczenia trwały 24 godziny bez przerwy. Do doświadczeń dobierano rośliny o możliwie jednakowej powierzchni liści. Na jedną dobę przed doświadczeniem dawano roślinom świeżą pożywkę, a na kilka godzin przed rozpoczęciem badań wazony z wybranymi roślinami przenoszono do kabiny doświadczalnej, aby osiągnęły temperaturę otoczenia.

Sposób osadzania roślin w kolbach doświadczalnych był następujący. W pierwszej kolejności montowano i ustawiano na wagach wszystkie zestawy kompensacyjne, tak aby w kolbach *A* i w cylindrach *B* (Tarłowski 1961, str. 74) było zamknięte po 50 ml powietrza. Do każdej kolby *A* zestawu doświadczalnego wlewano około 25 ml pożywki i umieszczano w niej roślinę. Łodyżkę owijano zwitkiem waty, nasyconej lanoliną i osadzano w korku, w którym wycięte były jeszcze 2 otwory. W jednym z nich osadzona była rurka szklana, sięgająca niemal dna kolby, a w drugim — rurka wygięta pod kątem 90°, na którą nakładano rurkę gumową łączącą kolbę *A* z cylindrem *B*. Górną powierzchnię korka zalewano masłem kakaowym. Następnie kolbę wypełniano przewietrzoną pożywką. Usuwano powietrze pozostające na korzeniach rośliny i pod korkiem. Po całkowitym wypełnieniu kolby pożywką odciągano z niej pipetą 50 ml pożywki i łączono rurką gumową z cylindrem *B*. Po tych manipulacjach w kolbie pozostawało około 75 ml pożywki.

Kolby z roślinami ustawiano na szalkach wag, tak aby łodygi i liście, które częstokroć znacznie przewyższały wagi, nie hamowały ruchów belek. Było to szczególnie ważne ze względu na ruchy nastyczne liści.

Po zakończeniu doświadczenia odcinano wszystkie liście, oznaczano ich powierzchnię oraz świeżą masę. Łodygę oczyszczano z lanoliny i masła kakaowego, korzenie obsuszano na bibule i oddzielnie ważono.

SPOSÓB PRZEDSTAWIENIA WYNIKÓW

Krzywe przedstawiające przebieg badanych procesów (ryc. 1, 2 i 3) wykreślono w ten sam sposób, jak w poprzednio opisanych doświadczeniach (1955, 1956). Na osi odciętych odkładano czas w godzinach, na osi rzędnych — intensywność procesów wyrażoną w mg/min w liczbach bezwzględnych (na całą roślinę). Linia ciągła przedstawia transpirację, kropkowana — absorpcję.

Aby móc przedstawić na wykresie nawet niewielkie zmiany w intensywności badanych procesów, wyliczono średnie wartości intensywności

dla 10-minutowych odcinków czasu. Oczywiście ilość pojedynczych oznaczeń (zrzutów 63,4-miligramowych odważników), składających się na jeden punkt krzywej, zależy od intensywności w danym 10-minutowym okresie. W omawianych doświadczeniach ilość ta waha się od 0,4 przy intensywności 2,5 mg/min do 6,8 — przy intensywności 43,5 mg/min.

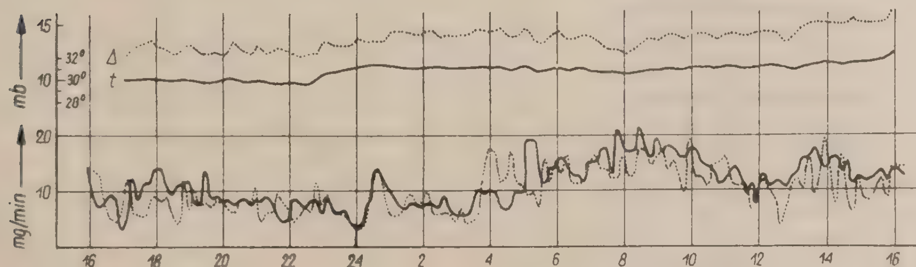
Zmienność warunków zewnętrznych przedstawiono na wykresach w sposób następujący. Światło — odcinki nie zakreskowane, ciemność — odcinki ukośnie zakreskowane. W górnej części rycin linia ciągła oznacza temperaturę, linia przerywana — niedosyt wilgotności wyznaczony z różnicy psychrometrycznej wyrażony w milibarach.

Podobnie jak w poprzednich pracach przytoczono poniżej zaledwie kilka doświadczeń, zachowując numerację chronologiczną.

Doświadczenie 36/6/57

Przedmiotem badań były rośliny 47-dniowe (wysiane 2.V.1957) w fazie owocowania (strąki do 7 cm długości). Doświadczenie trwało od 16^{00} dnia 18.VI. do 16^{00} dnia 19.VI.1957 r. W dniu poprzedzającym doświadczenia pogoda była słoneczna, temperatura w ciągu dnia osiągnęła 29°C w cieniu.

Podczas doświadczenia rośliny były nieprzerwanie oświetlane (odległość włókna 300 W żarówek od liści 25—50 cm). Temperatura wahała się od 29.6 do 31.9°C. Niedosyt wilgotności — od 12.0 do 15.3 mb.



Ryc. 1. Doświadczenie 36/6/57. Roślina Nr 1. Przebieg transpiracji i absorpcji wody u 47-dniowej fasoli w warunkach nieprzerwanego oświetlenia, przez 24 godziny
Experiment 36/6/57. Plant no 1. Course of transpiration and water absorption in 47 days old bean plant in continuous illumination during 24 hours period

Charakterystykę roślin doświadczalnych oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji przedstawia tabela 1.

Jak widać z przytoczonych liczb, materiał roślinny nie był wyrównany nie tylko pod względem masy, lecz i intensywności przebiegu ba-

danych procesów. Ponieważ, jak wspomniano, rośliny były w fazie owocowania, różnice te można prawdopodobnie tłumaczyć niejednakowym stopniem dojrzałości roślin i różnicami w stanie fizjologicznym liści (na co wskazuje pośrednio ciężar jednego dcm² liści znacznie mniejszy niż w doświadczeniach przeprowadzonych na roślinach młodych i intensywnie rosnących). Pomimo dużych różnic w intensywności transpiracji i absorpcji wody, występujących pomiędzy poszczególnymi roślinami, charakter przebiegu procesu był podobny. Dlatego na wykresie przedstawiono dane dotyczące tylko rośliny nr 1 (ryc. 1).

Tabela 1 — Table 1

Charakterystyka roślin badanych w doświadczeniu 36/6/57 oraz sumaryczne wielkości transpiracji i absorpcji w ciągu 24 godzin

Characteristics of studied plants in experiment 36/6/57 and total values of transpiration and absorption during 24 hours period

Nr rośliny No. of plant	1	2	3	4
Świeża masa roślin po dośw. w g Fresh weight of plants after the experiment in g	17,20	20,49	25,57	21,89
Sucha masa liści po dośw. w g Dry weight of plants after the experiment in g	5,45	6,24	6,42	7,53
Powierzchnia liści w dcm² Surface of leaves in dcm²	3,736	3,878	3,803	4,207
Ciężar 1 dcm² liści w g Weight of 1 dcm² of leaves	1,46	1,61	1,69	1,79
Sumaryczna absorpcja w g Total absorption in g	16,86	25,59	37,85	41,83
Sumaryczna transpiracja w g Total transpiration in g	16,17	24,58	35,50	40,58
Stosunek A:T Ratio A:T	1,043	1,026	1,066	1,031

Przy ocenie przebiegu transpiracji i absorpcji wody przedstawionym na ryc. 1 należy zwrócić uwagę na fakt, że przedmiotem badania była roślina charakteryzująca się małą intensywnością wzrostu. Udział młodych, rosnących liści w całej powierzchni transpirującej wynosił zaledwie 8,2%. Doświadczenie prowadzono na roślinie przeniesionej z warunków, w których niewątpliwie transpiracja była intensywna i następnie przez 24 godziny oddziaływano na nią nieprzerwanym oświetleniem. Uniemożliwiło to prawdopodobnie wyrównanie deficytu wody, jaki po-

wstał w dniu poprzedzającym doświadczenie. Być może, tym się też częściowo tłumaczy mała intensywność transpiracji.

W ciągu całego doświadczenia oba badane procesy wykazywały pewne fluktuacje. Wobec stałości oświetlenia i bardzo małych zmian w temperaturze i niedosycie wilgotności powietrza trudno jest mówić o zależności tych zmian od warunków zewnętrznych kontrolowanych w doświadczeniu.

Ponieważ stała zmienność intensywności obu procesów utrudnia określenie wzajemnego ich stosunku w czasie trwania doświadczenia, a sumaryczna absorpcja przewyższa transpirację, przeprowadzono dodatkowe obliczenia obrazujące stosunek absorpcji do transpiracji (A:T) w dwugodzinnych odstępach czasu (tabela 2).

Tabela 2 — Table 2

Przebieg absorpcji i transpiracji oraz stosunek A:T u rośliny nr 1 w doświadczeniu 36/6/57 w dwugodzinnych odstępach czasu (Transpirację wyrażono w procentach od sumarycznej absorpcji)

Course of absorption, transpiration and A:T ratio in plant 1 from experiment 36/6/57 in 2 hours intervals

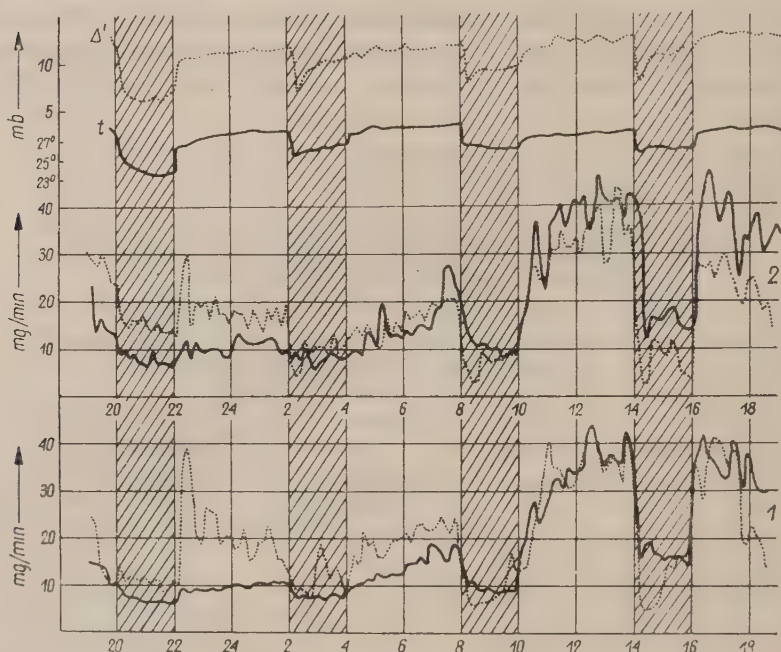
Godziny Hours	Absorpcja w % Absorption in %	Transpiracja w % absorpcji Transpiration in % of absorption	Stosunek A:T Ratio A:T
16—18	6,9	6,8	1,03
18—20	6,5	7,1	0,91
20—22	6,1	4,9	1,24
22—24	5,2	4,9	1,07
0—2	6,1	5,6	1,08
2—4	6,1	5,6	1,08
4—6	10,4	8,3	1,25
6—8	10,9	10,5	1,04
8—10	12,2	12,4	0,98
10—12	10,0	9,0	1,11
12—14	8,7	9,4	0,92
14—16	8,7	9,4	0,92
16—16[20]	2,2	1,8	—
	100,0	95,7	1,04

W większości przypadków absorpcja przewyższała nieznacznie transpirację, przy czym przewaga ta uwidacznia się nieco wyraźniej w godzinach nocnych. Ponadto można zaobserwować wzmożenie intensywności obu procesów w godzinach dziennych (od godziny 4 nad ranem, gdy w naturalnych warunkach zaczyna świtać).

Doświadczenie 37/7/57

Badano rośliny 17-dniowe (wysiane 19.VI.1957) w fazie trzech pięter liści. Doświadczenie trwało od godz. 19[00] dnia 6.VII. do 19[00] dnia 7.VII.1957 r. Dzień poprzedzający doświadczenie był pogodny i ciepły.

Podczas doświadczenia rośliny znajdowały się przez 24 godziny w warunkach przemiennego oświetlania i ciemności: 4 godziny światła



Ryc. 2. Doświadczenie 37/7/57. Rośliny Nr 1 i 2. Przebieg transpiracji i absorpcji wody u 17-dniowej fasoli w warunkach fotoperiodu: 4 godz. światła, 2 godz. ciemności, przez 24 godziny

Experiment 37/7/57. Plants no 1 a. 2. Course of transpiration and water absorption in 17 days old bean plant by photoperiodic treatment of 4 hours if light and 2 hours of darkness during 24-hours period

i 2 godziny ciemności. Odległość włókna żarówek od liści: 35—50 cm. Temperatura wahała się od 23,3 do 28,6°C. Niedosyt wilgotności od 6,0 do 13,0 mb.

Charakterystykę roślin doświadczalnych oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji przedstawia tabela 3. Warunki doświadczenia oraz przebieg badanych procesów u roślin nr 1 i 2 przedstawia ryc. 2.

Wobec dużej zgodności przebiegu badanych procesów u obu roślin zostaną one omówione łącznie.

Zgodnie z przewidywaniami intensywność obu procesów wykazuje w zmiennych warunkach dużą amplitudę wahań. Można przy tym stwierdzić wyraźną korelację ich przebiegu ze zmianami warunków i to największą — pod wpływem zmiany: światło — ciemność. Reakcja roślin na światło jest bardzo wyraźna w godzinach dziennych, a znacznie słabsza w godzinach nocnych. W tym okresie (godz. 22^{00}—2^{00}) światło powoduje raczej wzrost intensywności absorpcji, nie wywierając wyraźnego wpływu na transpirację. W godzinach dziennych w ciemności (godz. 8^{00}—10^{00} i 14^{00}—16^{00}) maleje transpiracja i jeszcze wyraźniej absorpcja. W godzinach dziennych na świetle gwałtownie rośnie transpiracja, a wraz z nią i absorpcja. W godzinach nocnych absorpcja dominuje nad transpiracją. w godzinach dziennych zaś obserwuje się odwrotną zależność.

Tabela 3 — Table 3

Charakterystyka roślin badanych w doświadczeniu 37/7/57 oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji, w ciągu 24 godzin

Characteristics of studied plants in experiment 37/7/57 and total values of absorption and transpiration during 24 hours period

Nr rośliny No of plant	1	2	3	4
Świeża masa roślin po dośw. w g Fresh weight of plants after the experiment in g	10,44	10,91	11,03	10,95
w tym liście I piętra in this laeves from I level	2,15	2,04	2,18	2,50
liście II piętra leaves from II level	1,64	1,81	1,88	1,73
liście III piętra leares from III level	0,70	0,79	0,77	0,67
razem together	4,49	4,65	4,83	4,90
Część nadziemna (bez blaszek) Shoots (without leaves blades)	2,91	3,20	3,20	3,20
Korzenie Roots	3,04	3,06	3,00	2,85
Powierzchnia liści w dcm² Surface of leaves in dcm²	2,073	2,153	2,397	2,347
Ciężar 1 dcm² liści w g Weight of 1 dcm² of leaves in g	2,17	2,16	2,01	2,09
Sumaryczna absorpcja w g Total absorption in g	28,59	31,26	29,86	35,95
Sumaryczna transpiracja w g Total transpiration in g	25,23	27,96	26,88	31,26
Stosunek A:T Ratio A:T	1,133	1,118	1,112	1,150

Tabela 4 — Table 4

Przykłady empirycznych wartości transpiracji i absorpcji przy małych i dużych intensywnościach oraz 10-minutowe średnie i błędy średnie. Doświadczenie 37/7/57

Examples of empirical values of transpiration and absorption by low and high intensities with ten minuts means and mean errors. Experiment 37/7/57

Czas zrzutu Time of drop	sekundy seconds	mg/min	średnie 10 min. mean for 10 min	średnie average	średni błąd mean error
Transpiracja (mała intensywność). Roślina nr 1 Transpiration (low intensity). Plant no 1					
20 37′00″	491	7,75			
46′21″	561	6,78	6,8		
55′42″	561	6,78	6,8		
21 05′03″	561	6,78	6,7	6,65	0,19
14′30″	567	6,71	6,7		
24′03″	573	6,64	6,6		
33′55″	592	6,42	6,3		
44′07″	612	6,24			
Transpiracja (duża intensywność). Roślina nr 2 Transpiration (high intensity). Plant no 2					
12 20′27″	84	45,8			
22′03″	96	39,6			
23′51″	108	35,2	35,0	36,7	5,23
25′39″	108	35,2			
27′34″	115	33,1			
29′36″	122	31.4			
31′45″	129	30,0			
33′33″	108	35,2			
35′28″	115	33,1	36,9	33,9	3,13
37′10″	102	37.3			
38′34″	84	45,8			
40′04″	90	42,7			
41′20″	76	50,0			
42′44″	84	45,8			
44′14″	90	42,7		46,2	3,18
45′30″	76	50,0	46,2		
45′54″	84	45,8			
48′10″	76	50,0			
49′40″	90	42,7			

Uwaga. Jeśli badany proces przebiegał intensywnie, to na taśmie odległości liniowe między zapisami poszczególnych zrzutów były małe. Np. jeśli odległość liniowa zmieniała się z 10 na 11 mm (czyli z 64 na 70 sekund, w danym doświadczeniu bowiem 1 mm odpowiadał 6.37 sek.),

d. c. tabl. 4

Czas zrzutu Time of drop	sekundy second	mg/min	Średnie 10 min. mean for 10 min.	Średnie average	Średni błąd mean error
Absorpcja (mała intensywność). Roślina nr 1 Absorption (low intensity). Plant no 1					
8 33′48″	655	5,81			
44′18″	630	6,04	6,2		
54′23″	605	6,30	6,5		
9 03′59″	576	6,60	6,9	7,58	1,83
12′54″	535	7,10	7,6		
21′02″	488	7,79	10,7		
28′24″	442	8,61			
Absorpcja (duża intensywność). Roślina nr 2 Absorption (high intensity). Plant no 2					
12 50′36″	122	31,4			
52′45″	129	30,0			
55′00″	135	28,4	27,7		
57′21″	141	27,2			
59′55″	154	24,9		28,9	2,07
13 02′16″	141	27,2			
04′31″	135	28,4			
06′33″	122	31,4	29,3		
08′42″	129	30,0			
10′51″	129	30,0			
12′33″	102	37,3			
14′03″	90	42,7			
15′27″	84	45,8	44,0		
16′43″	76	50,0		47,2	6,20
17′53″	70	54,3			
19′03″	70	54,3			
20′27″	84	45,8			

to intensywność zmieniła się z 59,4 na 54,3 mg/min, czyli o 5,1 mg/min. Odpowiednio przy małej intensywności procesu odległości liniowe były większe. Np. przy zmianie odległości ze 100 na 101 mm (czyli z 637 na 643 sek) intensywność zmieniała się z 5,97 na 5,91 mg/min, czyli o 0,06 mg/min.

Średnie 10-minutowe wyliczono tak samo jak dla wykresów na ryc. 2. Natomiast błąd standartowy (μ) określono dla średnich obliczonych z grup odczytów o zbliżonych intensywnościach ustalonych niezależnie od okresu, jaki one obejmowały.

Podobnie jak w poprzednim doświadczeniu w przebiegu obu procesów występują drobne fluktuacje, nie skorelowane ze zmianami kontrolowanych warunków zewnętrznych.

Stosunek sumarycznej absorpcji do transpiracji jest u wszystkich badanych roślin większy od jedności i wynosi średnio 1,128.

Jak już wspomniano krzywe przedstawione na ryc. 2 obrazują średnie intensywności przebiegu obu procesów dla 10-minutowych okresów czasu, wyrażone w mg/min. Przy takim sposobie przedstawienia ulegają zatarciu chwilowe, drobne wahania, spowodowane z jednej strony błędami samej metody, z drugiej zaś — być może — uzależnione od rośliny. Aby zobrazować wielkość tych wahań przy najmniejszych i największych intensywnościach, przytoczono w tabeli 4 dane wyliczone bezpośrednio z taśmy samopisu.

Doświadczenie 38/8/57

Obiektem badań były rośliny 22-dniowe (wysiane 19.VI.57) w fazie 4 pięter liści. Doświadczenie trwało od godz. 20^{00} dnia 11.VII. do godz. 17^{00} dnia 12.VII.1957 r. Dzień poprzedzający doświadczenie był pochmurny. Do kabiny doświadczalnej rośliny zostały przeniesione o godz. 18^{00}, gdzie w dalszym ciągu pozostawały na świetle. Od godz. 21^{00} dnia 11.VII. do godz. 15^{00} dnia 12.VII. doświadczenie prowadzono w ciemności (co 15 min. zapalano zielone światło. Żarówka 1,3 W w odległości 50 cm od roślin). Temperatura wahała się od 22,3 do 27,4°C. Niedosyt wilgotności — od 2,9 do 9,9 mb.

Charakterystykę roślin doświadczalnych oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji przedstawia tabela 5. Warunki doświadczenia oraz przebieg badanych procesów u wszystkich czterech roślin przedstawia ryc. 3.

W ciągu całego okresu ciemności amplituda wahań intensywności obu procesów u wszystkich badanych roślin jest w zasadzie niewielka.

Wszystkie rośliny wykazały również i w tym doświadczeniu bardzo wyraźne wahania w intensywności obu procesów, pomimo że zmiany temperatury i niedosytu wilgotności otaczającego powietrza były nieznaczne i doświadczenie prowadzono przez cały czas (21^{00}—15^{00}) w ciemności. Jedynie u rośliny nr 2 transpiracja utrzymuje się na stałym niemal poziomie od godz. 22^{30} do 7^{00}). Z wyjątkiem rośliny nr 4 wszystkie pozostałe wykazują większą zmienność intensywności transpiracji w godzinach dziennych.

Zapalenie światła o godz. 15^{00} spowodowało u wszystkich roślin bardzo znaczny wzrost transpiracji i nieco słabszy wzrost absorpcji.

Również i w tym doświadczeniu, podobnie jak w poprzednich, stosunek A:T był u wszystkich roślin większy od jedności i wynosił średnio 1,176. Stałe zmiany w intensywności badanych procesów utrudniają określenie tego stosunku w ciągu poszczególnych okresów czasu. W tabeli 6 przedstawiono stosunek ilości wody pobranej do wytranspirowanej w dwu-

Tabela 5 — Table 5

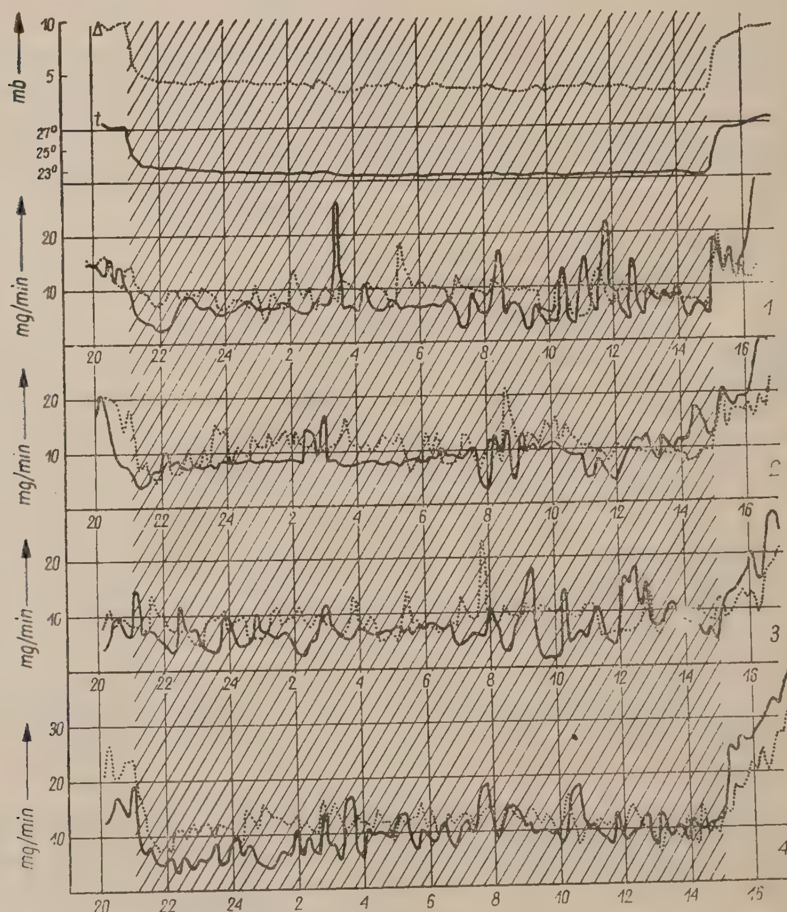
Charakterystyka roślin badanych w doświadczeniu 38/8/57 oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji w ciągu 24 godzin

Characteristics of studied plants in experiment 38/8/57 and total values of absorption and transpiration during 24 hours period

Nr rośliny No of plant	1	2	3	4
Świeża masa roślin po dośw. w g Fresh weight of plant after the experiment in g	19,14	19,97	16,39	19,56
w tym liście I piętra in this leaves from I level	1,74	2,71	1,96	2,50
liście II piętra leaves from II level	2,41	1,76	2,74	1,97
liście III piętra leaves from III level	2,33	2,96	2,26	2,63
liście IV piętra leaves from IV level	1,64	1,16	0,50	1,37
liście V piętra leaves from V level	0,18	0,31	—	0,20
liście VI piętra leaves from VI level	—	—	—	0,11
razem together	8,33	8,90	7,47	8,78
część nadziemna (bez blaszek) shoots (without leaves blades)	5,59	5,86	4,75	5,74
korzenie roots	5,22	5,21	4,17	5,04
Powierzchnia liści w dcm^2 Surface of leaves in dcm^2	3,686	3,958	3,241	4,168
Ciężar 1 dcm^2 liści w g Weight of 1 dcm^2 of leaves in g	2,26	2,25	2,30	2,11
Sumaryczna absorpcja w g Total absorption in g	12,05	14,71	12,17	16,55
Sumaryczna transpiracja w g Total transpiration in g	9,95	12,62	10,21	14,58
Stosunek A:T Ratio A:T	1,211	1,166	1,192	1,135

godzinnych okresach czasu, przyjmując sumaryczną absorpcję w ciągu całego doświadczenia za 100%.

Mimo bardzo małych wahań temperatury i niedosytu wilgotności w okresie ciemności (godz. 21^{00}—15^{00}) można stwierdzić, że stosunek A:T w godzinach nocnych był znacznie większy od jedności, natomiast w go-



Ryc. 3. Doświadczenie 38/8/57. Rośliny Nr 1, 2, 3 i 4. Przebieg transpiracji i absorpcji wody u 22-dniowej fasoli, w ciągu 18 godzin ciemności (godz. 21.00 — 15.00)
Experiment 38/8/57. Plants no 1, 2, 3 i 4. Course of transpiration and water absorption in 22 days old bean plant during 18 hours of darkness (21.00 h — 15.00 h)

dzinach dziennych (od 11^{00} do 15^{00}) wykazuje tendencję spadkową, malejąc nawet poniżej jedności.

W porównaniu z doświadczeniem 36/6/57 rośliny stanowiły materiał bardziej wyrównany (z wyjątkiem rośliny nr 3) nie tylko pod względem

masy, powierzchni liści, ale i intensywności badanych procesów. Chociaż ogólny charakter krzywych przedstawionych na ryc. 3 u wszystkich czterech roślin jest podobny, to jednak liczby przytoczone w tabeli 6 wskazują na dość dużą zmienność osobniczą. Zmienność tę obrazuje błąd średni (standartowy) średniej arytmetycznej (μ), obliczony dla trzech najbardziej wyrównanych roślin.

Tabela 6 — Table 6

Wahania w przebiegu absorpcji i transpiracji wody oraz stosunek tych dwóch wielkości (A: T) u roślin nr 1, 2 i 4 w doświadczeniu 38/8/57, obliczone dla dwugodzinnych odcinków czasu.
(Transpirację wyrażono w procentach od sumarycznej absorpcji)

Changes during the course of water absorption and transpiration and in the ratio A: T in plants nos 1, 2 a. 4 in experiment 38/8/57 in 2-hours intervals

Godziny Hours	Absorpcja Absorption		Transpiracja Transpiration		Stosunek A : T Ratio A : T
	w % in %	μx	w % A in % A	μx	
19—20	1,84	—	1,45	0,85	1,265
20—21	7,51	0,93	5,79	0,91	1,297
21—23	7,83	1,45	4,98	0,55	1,573
23— 1	8,86	0,34	5,65	0,92	1,568
1— 3	8,49	0,77	6,49	1,71	1,307
3— 5	9,22	0,66	7,24	1,19	1,273
5— 7	8,90	1,03	6,73	0,73	1,322
7— 9	9,25	1,03	7,32	1,61	1,263
9—11	8,95	1,73	6,81	2,26	1,313
11—13	7,77	0,44	7,96	2,23	0,976
13—15	7,48	0,71	8,04	1,25	0,931
15—16	6,49	0.01	7,34	1,30	0,884
16—16[20]	7,44	—	9,81	—	—
	100,00		85,61		1,120

W omawianym doświadczeniu przedstawiono wpływ zmienności roślin na średni błąd średniej arytmetycznej w dwugodzinnych odcinkach czasu, który stwierdzono w warunkach stosunkowo stałych. W tabeli 7 przytoczono dane obrazujące analogiczną zmienność przy przemiennym oddziaływaniu okresami światła i ciemności (podobnie jak w doświadczeniu 37/7/57). Aby jednak ewentualnie zmniejszyć reakcję rośliny na nienaturalny dla niej fotoperiod (czterogodzinne cykle światła przerywane dwugodzinnymi okresami ciemności), wyhodowano je od dnia wykiełkowania w warunkach tak zmienionego fotoperiodu.

Tabelę 7 zestawiono na podstawie wyników uzyskanych w doświadczeniu 41/11/57 z dnia 31.VII—1.VIII.1957 r., przeprowadzonym na 42-dniowych roślinach fasoli (wysianej 19.VI.57). Warunki doświadczenia były analogiczne jak w omówionym szczegółowo doświadczeniu 37/7/57.

Jak wynika z liczb zawartych w tabeli, rośliny reagują na okresy światła wzmożeniem obu procesów niezależnie niemal od pory dnia.

Tabela 7 — Table 7

Zmienność transpiracji i absorpcji oraz stosunek A : T u roślin nr 1, 2 i 3 w doświadczeniu 41/11/57, obliczone dla dwugodzinnych odcinków czasu, (Transpirację wyrażono w procentach od sumarycznej absorpcji)

Changes during the course of absorption and transpiration and in the ratio A: T in plants nos 1, 2 a. 3 in experiment 41/11/57 in 2-hours intervals

Godziny Hours	Absorpcja Absorption		Transpiracja Transpiration		Stosunek A: T Ratio
	w % in %	μx	w % A in % of A	μx	
—19	3,10	0,66	1,79	0,91	1,731
19—20	5,92	1,49	5,31	0,61	1,114
20—22	**5,02**	**0,35**	**3,14**	**0,32**	**1,598**
22—24	13,00	1,08	10,32	1,56	1,259
0— 2	12,40	1,27	11,57	1,15	1,072
2— 4	**6,10**	**0,78**	**4,38**	**1,42**	**1,393**
4— 6	12,63	1,02	12,04	0,94	1,049
6— 8	12,85	1,06	12,25	1,80	1,048
8—10	**6,16**	**1,40**	**4,72**	**0,41**	**1,305**
10—12	10,74	0,77	11,13	1,06	0,964
12—14	12,08	0,77	12,12	0,50	0,997
	100,00		88,77		1,126

Uwaga: Tłustym drukiem oznaczono okresy ciemności.

Podobnie jak we wszystkich poprzednich doświadczeniach również i tu obserwowano stosunek A:T większy od jedności. Utrzymuje się on w ciągu całego doświadczenia w ten sposób z wyjątkiem godz. 10^{00}—14^{00}, kiedy można stwierdzić nieznaczną przewagę procesu transpiracji.

Wyliczone w tym doświadczeniu średnie błędy wskazują, że również przy dużej amplitudzie zmienianych nagle warunków zewnętrznych różnice między poszczególnymi roślinami nie były większe niż w doświadczeniu 38/8/57, tzn. w warunkach ustabilizowanych.

DYSKUSJA

Badań, w których by w sposób ciągły oznaczano na zakorzenionych roślinach jednocześnie transpirację i absorpcję wody, niestety dotychczas w literaturze nie opisano. Dlatego prawidłowości stwierdzone w przebiegu obu procesów można jedynie porównywać z wynikami badań transpiracji lub absorpcji prowadzonych oddzielnie.

Liczne obserwacje wskazują na to, że pochłanianie wody przez korzenie odcięte od części nadziemnej przebiega zupełnie inaczej niż przez korzenie roślin nie uszkodzonych i że transpiracja odciętych części rośliny ma często zupełnie inny przebieg niż transpiracja całych, normalnie wegetujących roślin (Weinemann, Le Roux 1945, Crafts. Currier, Stocking 1949, Maksimow 1952, Andersson, Hertz, Rufelt 1954, Rawitscher 1955).

Wyniki uzyskane w opisanych wyżej doświadczeniach są bodaj najbardziej porównywalne z wynikami Lachenmeiera (1932), aczkolwiek te ostatnie nie ilustrują w dostateczny sposób ciągłości przebiegu badanych procesów. (Oznaczenia dokonywane były co godzinę i nigdy nie trwały pełnej doby ze względu na zbyt małą pojemność kalibrowanej kapilary potometru — 1 ml).

Tak więc jedynym, w pełni realnym sprawdzianem wiarygodności uzyskanych wyników jest zgodność ich z ogólnymi prawidłowościami określającymi przebieg absorpcji i transpiracji wody, badanymi przy pomocy różnorodnych metod.

Najbardziej rzucającą się w oczy cechą wszystkich krzywych obrazujących przebieg transpiracji i absorpcji wody w przytoczonych wyżej doświadczeniach są liczne fluktuacje intensywności obu procesów nawet w stosunkowo stałych warunkach.

Zjawisko to zostało zaobserwowane bynajmniej nie po raz pierwszy. W warunkach naturalnych fluktuacje intensywności opisali: Błagowieszczenskij (1924), Nutman (1953), van der Paauw (1954), Huber, Miller (1954), Koch (1957), w warunkach mniej lub bardziej stałych Lloyd (1908), Lachenmeier (1932), Karmanow, Pumpianskaja (1956 a i b), Klesznin, Szulgin (1957). Bardzo wyraźne, krótkotrwałe fluktuacje w absorpcji wody, oznaczanej na całych, nie uszkodzonych roślinach można znaleźć w pracy Briegera (1928), chociaż sam badacz nie zwrócił na nie uwagi. Podobne fluktuacje zostały opisane ostatnio przez Küstera (1956).

Ponieważ cytowani badacze stosowali najróżnorodniejsze metody oznaczania i wszyscy obserwowali nagłe i krótkotrwałe wahania intensywności obu procesów, trudno przypuszczać. aby fluktuacje te były wynikiem niedokładności oznaczeń.

Teoretyczne wyjaśnienie omawianego zjawiska nastręcza jednak

poważne trudności. W żadnej z cytowanych prac fluktuacje te nie były bowiem przedmiotem badań i większość autorów pozostawia je bez bliższego wyjaśnienia.

Jak wiadomo, zarówno transpiracja, jak i absorpcja są szczególnie wrażliwe nawet na niewielkie zmiany warunków zewnętrznych. Metoda jest na tyle czuła, że pozwala z dużą dokładnością rejestrować nieznaczne nawet wahania intensywności obu procesów. Dlatego też zmienność roślin, która, jak wykazały omówione wyniki, jest duża, może w niektórych przypadkach utrudniać sprecyzowanie wniosków, uogólniających obserwowane zjawiska.

Autor zdaje sobie sprawę, że przytoczona w niniejszej pracy charakterystyka statystyczna jest dalece nie wyczerpująca i powierzchowna.

Na przykład w tabeli 4 dokonano próby określenia wielkości błędu, jaki kryją krzywe wykreślone ze średnich dziesięciominutowych. Jeśli nawet obliczy się średni błąd standartowy, grupując kolejne obserwacje na podstawie ich zbliżonych wartości niezależnie od okresu, jaki one obejmowały (tzn. tak, jak to uczyniono w tabeli 4), to uzyskane w ten sposób wartości μ nie będą obiektywnie charakteryzować błędu rzeczywistego. Jeśli bowiem w danym odcinku czasu natężenie badanego procesu nie jest stałe, lecz stopniowo narasta lub maleje, to odchylenia wartości początkowych i końcowych obserwacji od wartości średniej będą największe, co bynajmniej nie oznacza, że wyniki są obarczone największym błędem. Wydaje się, że w danym przypadku należałoby raczej obliczać wielkości odchyleń od określonej krzywej teoretycznej, wyliczonej z równania wielostopniowego. Jednakże taki sposób opracowania uzyskanych wyników wykracza już poza ramy zadań, jakie autor postawił sobie w niniejszej pracy.

Dlatego wydaje się, że próby interpretacji fizjologicznych przyczyn występowania krótkotrwałych fluktuacji przebiegu transpiracji i absorpcji wody na podstawie nielicznych dotychczasowych obserwacji, nie opracowanych przy tym w dostatecznej mierze statystycznie, byłyby przedwczesne. Dlatego w niniejszej pracy autor ogranicza się jedynie do stwierdzenia faktów.

Oprócz krótkotrwałych, nieregularnych fluktuacji w przebiegu badanych procesów stwierdzono mniej lub bardziej wyraźną rytmikę dobową.

Obserwacje te wydają się potwierdzać teorię Bünninga (1953, str. 72—83) o endogenicznej rytmice procesów życiowych u roślin.

Wyraźną rytmikę dobową w przebiegu transpiracji w stałych warunkach opisali: Biale (1941), Montermoso, Davis (1942), Karmanow, Pumpianskaja (1956 b) w przebiegu parcia korzeniowego i płaczu roślin Grossenbacher (1938), Skoog, Broyer, Grossenbacher (1938), Grossenbacher (1939), Speidel (1939); w przebiegu gutacji Engel, Friederichsen (1954).

Dobową rytmikę w przebiegu transpiracji tłumaczono dawniej rytmicznymi ruchami szparek (Sayre 1926, Tagawa 1937). Obecnie zjawisko wydaje się bardziej złożone, ponieważ analogiczne zmiany dobowe obserwowano w transpiracji kutikularnej (Fogg 1944).

Wydaje się bardzo prawdopodobny pogląd, że zmiany dobowe w procesach absorpcji i transpiracji są wynikiem ścisłego powiązania tych procesów z metabolizmem komórki. Świadczą o tym rytmiczne zmiany w przepuszczalności protoplazmy (Brouwer 1954, 1955, van der Paauw 1954, Engel, Friederichsen 1954), w jej lepkości i stopniu uwodnienia (Stalfelt 1954, 1956) oraz zmiany pH plazmy (Loehwing 1953). Podobny wpływ może tu mieć opisana przez Schumachera i Lambertza (1956) zmienność ilości plazmodezm w zewnętrznych ściankach epidermy.

Inni autorzy wiążą rytmiczne zmiany w przebiegu różnych procesów. a w tej liczbie — regulujących bilans wodny rośliny ze zmiennością w aktywności enzymów (Venter 1956), poziomem auksyn (Galston 1954), z intensywnością oddychania (Henderson 1934, Kramer 1937, Skoog, Broyer, Grossenbacher 1938, White 1938, Montermoso, Davis 1942, Hagen 1949, Reinert 1954, Rosene 1954, Decker 1955, Rufelt 1956).

Z liczb zawartych w tabelach dotyczących sumarycznej transpiracji i absorpcji wynika, że stosunek A:T jest większy od jedności. Taki sam wynik uzyskano we wszystkich pozostałych doświadczeniach trwających 24 godziny.

Ten na pozór dziwny fakt łatwo można wyjaśnić, jeśli uwzględni się przyrost świeżej masy oraz możliwość uzupełniania deficytu wody powstałego w roślinach jeszcze przed doświadczeniem. Na przykład w doświadczeniu 36/6/57 badane były rośliny w stanie owocowania, które zakończyły niemal swój wzrost, dlatego prawdopodobnie bilans wody A:T wynosił średnio 1,041. W doświadczeniach 37/7/57 i 38/8/57 badane były młode rośliny w fazie 3 i 4 pięter liści i stosunek A:T w tych przypadkach wynosił znacznie więcej — średnio 1,128 i 1,176. Oczywiście liczby te muszą być traktowane z dużą ostrożnością, gdyż każde doświadczenie było prowadzone przy innych warunkach zewnętrznych, a okres 24 godzin (w doświadczeniu 38/8/57 nawet 21 godzin) nie może być traktowany jako normalny cykl dobowy. Wydaje się mało prawdopodobne, aby cała obserwowana we wszystkich doświadczeniach przewaga A nad T była spowodowana przyrostem świeżej masy. Należy pamiętać, że we wszystkich przypadkach rośliny na krótko przed doświadczeniem znajdowały się w warunkach bardziej naturalnych (lato, wysoka temperatura i duży niedosyt wilgotności), co mogło wywołać pewien deficyt w zawartości wody. Wskazuje na to fakt, że stosunek A:T był na ogół większy w nocy, a znacznie mniejszy w godzinach południowych. A zatem prze-

wagę absorpcji nad transpiracją w opisanych doświadczeniach należy tłumaczyć przede wszystkim wyrównywaniem deficytu wody powstałego jeszcze przed doświadczeniem i tylko w niewielkim stopniu przyrostem świeżej masy. Powyższe wnioski są zgodne z wynikami innych badań, w których stosunek A:T oznaczano potometrycznie (Lachenmeier 1932, Küster 1958).

Wobec istniejącego braku metod, pozwalających w sposób ciągły oznaczać przebieg transpiracji i absorpcji wody na nie uszkodzonych roślinach, powstaje pytanie, w jakim stopniu nowa metoda wypełnia tę lukę.

Dotychczas stosowanym aparatem służącym do takich badań był potometr przystosowany do periodycznych ważeń (najnowszy model opisuje Küster 1958), nie dający jednak możliwości badania procesów w sposób ciągły.

Nowa metoda może być również traktowana jako daleko posunięta modyfikacja metody potometrycznej. Wprowadza ona w niej jednak szereg istotnych zmian, które zdaniem autora zasługują na podkreślenie.

Najważniejszą bodaj zaletą metody jest fakt, że umożliwia korzeniom roślin korzystanie z zapasu tlenu zawartego w powietrzu zamkniętym nad pożywką. W opisanych warunkach zapas ten wystarczał na 24 godziny.

Wprawdzie rejestracja obu procesów odbywa się skokowo, lecz wielkość „skoku" (63,4 mg) jest stosunkowo nieduża i może być zmniejszona.

Ważną zaletą metody jest fakt, że oba procesy rejestrowane są przez cały czas trwania doświadczenia samoczynnie, a badane rośliny nie są ani dotykane, ani przenoszone. Okoliczność ta jest o tyle ważna, że, jak wiadomo, wszelkie mechaniczne bodźce nie pozostają bez wpływu na intensywność transpiracji (Sivadjian 1954).

W odróżnieniu od dotychczas stosowanych metod potometrycznych, dzięki zastosowaniu układu kompensacyjnego, uniezależniono dokładność pomiarów absorpcji wody od zmian temperatury.

Mimo tych niewątpliwych zalet praktyczne stosowanie metody nastręcza zasadniczą trudność, a mianowicie konieczność prowadzenia doświadczeń w zamkniętych lub przynajmniej chronionych od nagłych podmuchów wiatru i bezpośrednich promieni słonecznych pomieszczeniach.

Wprawdzie zastosowanie układu opóźniającego uniezależnia dokładność pomiarów od wstrząsów i słabego ruchu powietrza, lecz silniejsze jego prądy zakłócają normalną pracę otwartych w ciągu całego doświadczenia wag. Natomiast bezpośrednie promienie słoneczne mogą niejednakowo nagrzewać naczynia wchodzące w skład zestawu kontrolnego i doświadczalnego, a tym samym całkowicie zniekształcić oznaczenia absorpcji wody.

Na podstawie wstępnych, omówionych wyżej, doświadczeń z roślinami można przypuszczać, że nowa metoda znajdzie zastosowanie przy roz-

wiązywaniu szeregu problemów związanych z gospodarką wodną roślin. Otwiera ona bowiem nowe możliwości badania bilansu wody na całych nie pozbawionych korzeni roślinach w sposób ciągły, z dostatecznie dużą dokładnością.

STRESZCZENIE

1. Omówiono wyniki wstępnych badań intensywności transpiracji i absorpcji wody nie uszkodzonych roślin fasoli w kulturze wolnej, prowadzonych jednocześnie i w sposób ciągły przy pomocy nowej metody opisanej w poprzednich pracach (Tarłowski 1955, 1956, 1961).

2. We wszystkich doświadczeniach stwierdzono występowanie niewielkich fluktuacji w intensywności transpiracji i absorpcji wody, nie skorelowanych z kontrolowanymi warunkami zewnętrznymi (światłem, temperaturą i wilgotnością powietrza).

3. Zaobserwowano przejawiającą się w różnym stopniu rytmikę dobową, niezależną od kontrolowanych warunków zewnętrznych (nieprzerwana ciemność, nieprzerwane oświetlenie, przemienny fotoperiod — 4 godziny światła : 2 godziny ciemności). Przejawiła się ona przede wszystkim we wzroście intensywności obu procesów w godzinach południowych.

4. W większości przypadków stwierdzono przewagę intensywności absorpcji wody nad transpiracją. Przewaga ta występowała szczególnie wyraźnie w godzinach nocnych niezależnie od warunków oświetlenia i deficytu wilgotności powietrza w tym czasie.

5. Dokonano oceny przydatności metody w badaniach bilansu wody.

Katedra Fizjologii Roślin SGGW
w Warszawie

(Wpłynęło dn. 22.8.1960 r.)

SUMMARY

1. The paper reports the results of preliminary investigations on transpiration and water absorption by intact bean plants in water cultures. For the continuous and simultaneous measurements of transpiration and water absorption a new method described in earlier reports was applied (Tarłowski 1955, 1956, 1961).

2. In all the experiments slight oscillations in the intensity of transpiration and water absorption were observed. The oscillations were not correlated with the controlled experimental conditions, i.e. light intensity, temperature, and air humidity.

3. A differently marked daily rhythm was observed. The rhythm was independent of such controlled external conditions as continuous darkness, continuous light, and an alternate photoperiod of 4 hours of light and 2 hours of darkness. The rhythm was mainly manifested by the higher intensity of both processes at noon.

4. In the majority of experiments the intensity of absorption was greater than the intensity of transpiration. The greater intensity of absorption was more pronounced at night, independently of the illumination conditions and of the moisture defficiency in the air at that time.

5. The utility of the method for experiments on the water balance of plants is discussed in the paper.

LITERATURA

Andersson N. E., Hertz C. H., Rufelt H., 1954, Physiol. Plant., 7:753—767.
Biale J. B., 1941, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 38:70—74.
Błagowieszczenskij A. W., 1924, Biull. Sr.-Az. gos. in-ta, 7:8—14.
Brieger F., 1928, Jb. wiss. Bot., 69: 295—330.
Brouwer R., 1954, Rapp. et communs. Huitieme congr. internat. bot. Paris. sec. 11—12:221—222.
Brouwer R., 1955, Netherl. J. Agric. Sci., 4(1):43—48.
Bünning E., 1953, Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen, Springer-Verlag, 539 pp.
Crafts A. S., Currier H. B., Stocking C. R., 1949, Water in the physiology of plants. Waltham: Chronica Botanica.
Decker J. P., 1955, Plant. Physiol., 30(1):82—84.
Engel H., Friederichsen I., 1954, Planta, 44(5):459—471.
Fogg G. E., 1944, Nature, 154,515.
Galston A. W., 1954, Rapp. et communs. Huitième congr. internat. bot., Paris, sec. 11—12, 326—327.
Grossenbacher K. A., 1938, Plant Physiol., 13:669—676.
Grossenbacher K., 1939, Amer. J. Bot., 26: 170—109.
Hagen R. M., 1949, Plant Physiol., 24:441—454.
Henderson L., 1934, ibid. 9:283—300.
Huber B., Miller R. 1954, Ber. dtsch. bot. Ges., 67:223—234.
Karmanow W. G., Pumpianskaja S. L., 1956a, Biofizika, 1(1):43—48.
Karmanow W. G., Pumpianskaja S. L., 1956b, Agrobiołogija, 6(102):117—124.
Klesznin A. F., Szulgin I. A., 1957, Fizjoł. rast., 4(6):548—553.
Koch W., 1957, Planta, 48(4):418—452.
Kramer P. J., 1937, Amer. J. Bot., 24:10—15.
Kramer P. J., Currier H. B., 1950, Ann. Rev. of Plant, Physiol., 1:265—284.
Küster H. J., 1956, Ber. dtsch. bot. Ges., 69(2):67—74.
Küster H. J., 1958, Ztsch. f. Bot., 46(1):67—74.
Lachenmeier J., 1932. Jb. wiss. Bot., 76:765—827.
Lloyd F. E., 1908, Carnegie Inst. Washington Publ., 82, 142. (według Maksimowa, 1952).
Loehwing H. C., 1953, Proc. Iowa Acad. Sci., 60:192—193.
Maksimow N. A., 1952, Izbrannyje raboty po zasuchoustojcziwosti i zimostojkosti rastienij. t. I. Izd. AN SSR, Moskwa, 575 pp.
Montermoso J. C., Davis A. R., 1942, Plant. Physiol., 17:473—480.
Nutman F. J., 1953, Ann. Bot. 17(68):611—614.
van der Paauw F., 1954, Rapp. et communs. Huitième congr. internat. bot., Paris. sec. 11—12:252—256.
Rawitscher E. L., 1955, Ber. dtsch. bot. Ges., 68:287—296.

Reimert J., 1954, Fortschr. Bot., 16:330—341.
Rojecki A., 1959, Tablice psychrometryczne, Wyd. PHIM. Warszawa.
Roseme H., 1954, Physiol. Plantarum, 7(1):190—194.
Rufelt H., 1956, ibid, 9(1):154—164.
Sayre J. D., 1926, Ohio. Jour. Sci., 26:233—266.
Schumacher W., Lambertz P., 1956, Planta 47(1):47—52
Sivadjian J., 1954, Rapp. et communs. Huitième congr. internat. bot., Paris, sec. 11—12, 71—72.
Skoog, F., Broyer T. C., Grossenbacher K. A., 1938, Amer. J. Bot., 25:749—759.
Speidel H., 1939, Planta, 30:67—112.
Stálfelt M. G., 1954, Physiol. Plantarum, 7:354—574.
Stålfelt M. G., 1956, Protoplasma, 45(3):285—292.
Tagawa T., 1937, Hokkaido. Imp. Univ. Jour. Faculty. Agr. 39:271—296.
Tarłowski J., 1955, Acta Soc. bot. Pol., 24:705—722.
Tarłowski J., 1956, ibid. 25:401—408.
Tarłowski J., 1961, ibid. 30:73—88.
Venter J., 1956, Z. Bot. 44(1);59—76.
Weinmann H., Le Roux M., 1945, South African J. Sci. 42:147—153.
White P. R., 1938, Amer. J. Bot., 25:223—227.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Investigations on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions

II. Effect of different light conditions on wood formed by seedlings grown in greenhouse

T. WODZICKI

In the first part of the present investigations published earlier (Wodzicki 1960) a correlation between the time of resting bud formation and late wood formation had been observed in 2- and 3-year old larch seedlings grown in natural conditions. Both these processes occurred towards the end of September when the day length was significantly reduced (to 12 hours). These investigations did not reveal whether there exists some dependence between cessation of extension growth of plants and thick walled tracheid formation but it may be supposed that the naturally shortened photoperiod at the end of summer was the factor which affected both processes. Experiments carried out by Żelawski (1957) showed that after 20 short days resting buds were formed at the top of shoots of larch seedlings. Anatomical examination of shoots revealed the presence of a ring of thick-walled tracheids. At present. an attempt was made to establish what is the time of thick-walled tracheids formation during short day treatment. Some other experiments of Żelawski, showed that there is an important difference between the shoot apex reaction and the reaction that brings about the formation of thick-walled tracheids, which both are affected by photoperiodic conditions. Molski, Żelawski (1958) has established that thick-walled tracheids might be formed also under continuous illumination obtained by using additional light of low intensity (10 lux) at night hours during the 20 days. Therefore, the reaction bringing about cell wall thickening of tracheids under such conditions of continuous illumination was the same as under short day treatment (diurnal 12 hours light and 12 hours darkness). Extension growth of plants growing under the conditions of additional light of low intensity was not ceased, but it was ceased after 20 days of short day treatment. At present, some experiments were carried out in order to examine if the total sum of light hours is an impor-

tant external factor affecting the thick-walled tracheids formation, and where is the locus of perception of the photoperiodic stimulus of this reaction. The elucidation of these problems may be helpful in consideration of the main problem: the causes of early and late wood formation in the larch.

METHODS

Experiments were carried out on the Polish larch plants grown in greenhouse under continuous illumination till the day when they were submitted to some other photoperiodic conditions. Two groups of plants were used: 1) young seedlings from seeds sown in 1300 cm^3 pots, and 2) 1-year old plants from nursery, potted in Wagner's pots. The entire plant material (seeds) originated from the same natural stand of *Larix polonica* Rac. in Bliżyn similarly as those used formerly in investigations carried out in natural conditions.

The additional light in greenhouse was provided by a system of 300 watt incandescent „TELAM" bulbs placed 1 meter distance from each other and about 50 cm above the tops of plants. Light intensity at the plant level during night hours was 1200—1500 lux. Plants were also illuminated by the electric light when the day was cloudy and on the early mornings or late evenings. The exact data concerning light and temperature conditions in the same greenhouse have already been published by Żelawski (1957).

Short day treatment (12 hours night) was generally obtained by putting out the light on one side of the greenhouse and drawing the light-proof curtains. When necessary, dark conditions or various intensity light conditions were gained by using paper boxes of 36 × 80 × 36 cm dimensions. The boxes providing various intensity of light or short day conditions were made of a different number of sheets of white pellucid or light-proof paper. Control series of plants were exposed to continuous illumination during the whole time of experiments.

The means of minimal and maximal air temperatures in the greenhouse during the winter and spring months of 1958 were 18.6°C and 28.6°C, respectively. Under the box in the same time: 19,3°C and 27.9°C, respectively. The air moisture amplitude was on the average 60—78% in the greenhouse, and 67—80% under the box. During the 1959 experiments, the mean day air temperature was 22.6°C and mean night temperature: 19.8°C, but the amplitude was smaller than in the previous year. Taking into account that the deviations of temperature and moisture of air were not significant and rather regular it may be assumed that the results of experiments are due to changes in photoperiodic treatment.

For anatomical examination, plants were killed and preserved in ethyl alcohol. Transversal sections from the basal part of all the examined plants were cut by hand. The method of preparation and staining with safranin and light green was the same as that already used earlier in investigations of plants growing in natural conditions (Wodzicki 1960).

All measurements of tracheids were done on the one transversal section of several plants in each experimental series. The radial diameter (between two neighbouring tangential middle lammelas) and lumen of tracheids were measured. The thickness of cell wall was calculated as the difference of radial diameter and lumen of tracheids. Thus, the cell wall thickness of each tracheid is presented as the total thickness of two tangential cell walls.

RESULTS

Experiment 1. Wood formation under short day conditions

The plants had been grown for 42 days under continuous illumination since germination, and then 2/3 of seedlings were exposed to short photoperiods (12 hours night) for 20 consecutive days. At the end of this period, a part of the short day treated plants were transferred back under continuous light and the other part was left under short day treatment for the next 20 days. One series (1/3) of plants remained under continuous light from the beginning to the end of experiment. Samples (each of 7 plants) were taken from each series in 4 days intervals. Radial diameter and cell wall thickness of the last two fully differentiated tracheids (recently formed) were examined and the number of tracheids along each of four examined radiuses (perpendicular each other) was determined on transversal sections of the stem.

Under continuous light, the plants showed uninterrupted height growth till the end of experiment. All the plants exposed to short day treatment ceased to grow and formed a resting-bud * at the top of the shoot after 20 days. This resting bud began to develop after the next 20 days but only when the plants had been transferred back to continuous illumination again.

Anatomical examination showed that greater cell wall thickness of the last fully formed tracheids might be observed not earlier than after 20 — 24 days from the beginning of short-day treatment (Table 1 and Fig. 1).

During the next 16 — 20 days (following the first 20 days of short photoperiod) the cell wall thickness of the newly formed-tracheids was also greater, independently whether the plants were still exposed to short

* Resting bud formation was observed externally by means of the bud scales formation instead of the needles.

Table 1

Cell wall thickness at different times of photoperiodic treatment (microns)

upper row — last but one tracheid in radius
lower row — last tracheid in radius

Means of 28 measurements

Treatment	Number of days from the beginning of changed photoperiodic treatment: 0	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40
*CL** (0–20) / *CL* (20–40)	2.6					3.1			3.1		3.1
	2.7					3.1			3.0		3.1
*SD*** (0–20) / *CL* (20–40)				2.7	2.8	3.3	3.4	3.9	5.2	4.8	4.3
				2.8	3.0	3.8	4.4	4.9	5.2	4.8	3.7
SD (0–20) / *SD* (20–40)							3.5		4.7		5.0
							4.5		4.7		4.6
μt***									0.4		

* *CL* — continuous light. ** *SD* — short day. *** Statistical computations by Snedecor's method. *t* — test at 5 percent level.

day treatment or were transferred back under continuous light. In that last series some thinner cell wall of tracheids were observed at the end of this 20 days continuous illumination (Fig. 1 B).

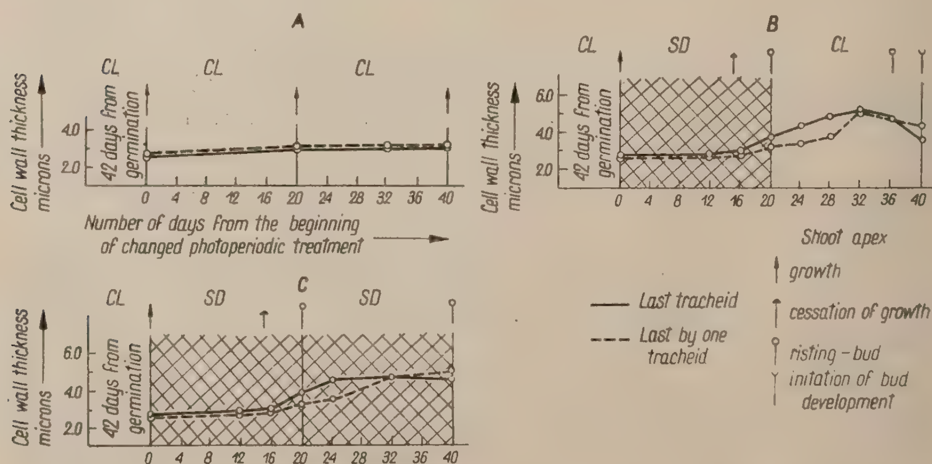


Fig. 1. Cell wall thickness of tracheids at different times of photoperiodic treatment *A* — Control series; *B*, *C* — Experimental series (*CL* — continuous light conditions, *SD* — short day conditions)

Table 2

Radial diameter of tracheids at different times of photoperiodic treatment
Means of 28 measurements (microns)

upper row — last but one tracheid in radius
lower row — last tracheid in radius

	Number of days from the beginning of changed photoperiodic treatment										
	0	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40
CL	10.0					10.1			8.9		9.2
	9.6					9.5			9.3		9.1
SD → *CL*				9.2	9.1	8.9	9.3	8.5	9.3	9.3	8.1
				8.0	8.8	9.0	8.0	8.4	8.8	8.3	7.4
SD							9.7		9.0		9.0
							9.0		8.1		8.3

Control plants growing all the time under continuous illumination formed only the thin-walled tracheids (Fig. 1 A). Thus, it is clear that the final effect of daylength on cell wall thickening may be observed not earlier than about 20 days after the photoperiodic treatment was changed, i.e. immediately after resting-bud formation.

In this experiment no influence of photoperiodic conditions on the radial diameter of tracheids was observed (Table 2).

The number of tracheids in radial direction (from pith to cambial zone) was not significantly lower in plants that had received 20 or 40 short days than in the plants subejcted all the time to continuous illumination (Table 3). But it should be kept in mind that in the plants grown

Table 3

Number of tracheids along radiuses at different times of photoperiodic treatment
Means of 28 radiuses

	Number of days from beginning of changed photoperiodic treatment										
	0	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40
CL	6.0					8.5			10.4		11.5
SD → *CL*				7.4	6.8	9.2	8.2	8.8	9.9	9.5	10.1
SD							9.1		9.1		9.7
μt									0.7		0.6

under uninterrupted illumination an active cambium and a few layers of growing and differentiating cells in the cambial zone could be observed. On the other hand in the plants that had been during 40 days subjected to short-day conditions the typical symptoms of dormancy of the cambium were found.

In order to obtain more information about the nature of the influence of illumination on the wood formation the three following experiments were carried out. Plants used in these experiments grew 52 days under continuous illumination from germination till the beginning of changed photoperiodic treatment.

Experiment 2. Effect of different intensity of additional light

The plants were divided into 5 series each consisting of 60 seedlings. 4 series were exposed to one of the following light conditions during the 12 night hours as a supplement of 12 hours daylight:

a) about 1300 lux (as formerly)
b) about 500 lux
c) about 200 lux
d) about 10 lux

Thus, these 4 series of plants grew under continuous illumination of different intensity of light during night hours.

The 5th series of plants e) was exposed to short day conditions (darkness during 12 hours at night).

After 20 days of such treatment all the plants were transferred for the next 36 days under continuous illumination (of about 1300 lux at night) to enable further differentiation of the cells in cambial zone.

In order to estimate the fresh and dry weight of the plants and the number of needles, a part of the plants was harvested directly before and the other part after 20 days of different additional illumination. For anatomical examination, plants were once more harvested at the end of experiment. Each series comprised 8 seedlings which were examined at the basal part of the stem (just below the cotyledonary node).

All the tracheids of each examined plant were counted along 4 radiuses perpendicular to each other and radial diameter and cell wall thickness of all the tracheids were measured. Thus, the wood formed during the whole period of life of plants in each series were characterized by 32 rows of figures. One of the rows of figures gained by measurements of tracheids in plants that had been exposed to short day conditions is presented below, for illustration of the method:

11* 14 15 15 12 17 15 13 15 14 13 18 20 18 19 20 20
pith cambium
3** 4 3 3 3 5 5 7 10 9 8 8 7 4 5 5 3
I II III

(values in micrometer units; one micrometer unit — 0.67 microns)

---

* Radial diameter of tracheids.

** Cell wall thickness of tracheids.

Wood that had been formed during the first period of growth under uniform conditions of uninterrupted illumination (part I of radius), was characterized in all series by the values of radial diameter and cell wall thickness of the 3-rd and 4th tracheids from the pith. The ring of thick-walled tracheids was observed in some series. This zone of the radius was distinguished as part II of radius. Tracheids with cell wall thickness above 4 μ * were icluded in it.

For characterizing the wood of part II of the radius, the sizes of two central-situated tracheids of this zone were taken into account.

In the series where the thick-walled tracheids did not occur, the cell wall thickness and radial diameter along the radius were significantly uniform. For comparison however, two tracheids were distinguished in „part II" of the radius in these plants. As criterion for the distinction of these tracheids served their position analogical to the position of thick-walled tracheids in other series.

The wood formed in the last period of experiment was characterised in all plants of all series by the sizes of the last two fully differentiated tracheids (nearest the cambial zone). This wood was distinguished as part III of the radius.

Plants exposed to continuous illumination, independently of the intensity of additional light at night grew in height continuously till the end of experiment. The plants that had received short photoperiods, began to form after 16 — 18 days the resting-buds at the top of shoots. These buds developed in the next 19 — 28 days after the plants had been

Table 4

Characteristic of plants before and after experimental treatment with additional light of differen intensity during night hours

Series	Number of tracheids along the radius	Number of needles per 1 pot (5 seedlings)		Dry weight in mg per 1 pot (5 seedlings)			
				aeriel part of plants		roots	
		before	after	before	after	before	after
		experimental treatment					
SD plus 1300 lux	8.3	112	202	64	162	27	68
SD plus 500 lux			216		178		55
SD plus 200 lux			210		178		55
SD plus 10 lux			205		145		52
SD	8.1		146		118		62
μt			23		16		[illegible]

brought back under continuous light. In all the series, excluding short day treatment, the number of needles formed during the experimental treatment was the same (Table 4). The differences in dry weight increment

* The value of 4 μ was assumed as the limit of cell wall thickness of early and late wood tracheids in one-year old larch seedlings (Budkiewicz 1956; Molski, Żelawski 1958).

among these series were not significant, although some lower dry weight of plants was observed in the series which received 10 lux additional illumination. Only the dry weight of plants exposed to short days was significantly lower.

From the data summarized in Table 5 it can be seen that the plants of the series receiving 1300 lux additional light did not form any thick-walled tracheids. Mean cell wall thickness of tracheids in part II of the radius was greater, as the intensity of additional light was lower. The most thickened tracheidal cell walls were formed by the plants which received 20 short photoperiods. A similar relationship could be observed also in the number of thick-walled tracheids, although the differences were not so pronounced among the individual series and in the plants exposed to 500 lux additional light no separate zone of thickwalled tracheids could be distinguished.

Table 5

Effect of the various intensity additional light on the wood formation

Series	Number of tracheids in the				Cell wall thickness in the				Radial diameter of trach. in the			
	I	II	III*	whole radius	I	II	III	μt	I	II	III	μt
	part of radius				part of radius				part of radius			
					microns				microns			
SD plus 1300 lux				14.6	2.7	3.3	3.4	—	9.6	10.5	11.8	0.6
SD plus 500 lux				14.6	2.5	3.7	3.7	—	10.9	11.4	12.4	—
SD plus 200 lux	9.2	2.5	3.7	15.4	2.7	4.5	3.4	0.2	10.8	11.9	12.2	—
SD plus 10 lux	8.9	3.8	2.6	15.3	2.6	5.0	3.8	—	9.9	11.8	12.6	—
SD	7.0	5.4	3.9	16.3	2.7	5.8	2.9	—	10.2	10.3	13.4	—
μt	—	1.26	—	—	—	0.3	—	—	0.5	—	—	—

Average values based on 64 measurements

* See text.

Differences between the mean diameter of tracheids of part I of the radius are significant. This variability renders a comparison of mean radial diameter of tracheids of the other parts of the radius difficult. Nevertheless, it may be seen that radial diameter of tracheids representing part II of the radius mostly did not differ significantly in individual series.

Experiment 3. Effect of daylength

Experiment was carried out simultaneously with the experiments 2 and 4. Two series of plants were exposed to photoperiods of 15 or 17 hours, respectively during 20 days.

Table 6

Characteristic of plants before and after experimental treatment with different daylength

Series	Number of tracheids along the radius	Number of needles per 1 pot (5 seedlings)		Dry weight in mg per 1 pot (5 seedlings)			
				aerial part of plants		roots	
		before	after	before	after	before	after
		experimental treatment					
Continuous light*	8.3	112	202±7	64	162	27	68
17 hrs. light a day			172±6		165		74
15 hrs. light a day			178±9		163		67
12 hrs. light a day*	8.1		146±6		118		62

* Control series as in the previous experiment.

Plants under 15 hours illumination had formed resting-buds after 16 — 18 days. These buds began to develop in 12 — 15 days after the plants were transferred back to continuous light. Under 17 hours photoperiods the resting buds were formed in 16—21 days but 5 plants (of 56) did not form the bud at all — and grew continuously. The resting buds were not so well formed as under the 15 hours photoperiod and started to develop almost 9 days after the plants were brought back under continuous illumination.

Table 7

Effect of day-length on the wood formation

Series	Number of tracheids in the				Cell wall thickness of tracheids in the			Radial diameter of tracheids in the		
	I	II	III	whole radius	I	II	III	I	II	III
	part of radius				part of radius			part of radius		
					microns			microns		
Cont. light				14.6	2.7*	3.3	3.4	9.6	10.5	11.8
17 hrs. light a day	7.2	3.4	4.3	14.9	2.7	5.2	3.4	10.3	11.0	12.3
15 hrs. light a day	7.1	4.9	4.4	16.4	2.7	5.7	3.0	11.0	11.8	14.1
12 hrs. light a day	7.0	5.4	3.9	16.3	2.7	5.8	2.9	10.2	10.3	13,4
μt	—	1.2	—	—	—	0.3	—	—	—	—

* Mean values based on 64 measurements.

Data presented in Table 6 shows that number of needles in the plants of these two series was lower than of plants grown under uninterrupted light, while it was higher than that of plants exposed to short (12 hours) photoperiods. In spite of some differences in the number of needles, the dry weight of the plants in these two series and the plants grown

under continuous illumination were the same, but markedly higher than that of plants under short photoperiod.

The influence of 15 and 17 hours photoperiods on the formation of thick-walled tracheids is presented in Table 7. As may be seen, the cell wall thickness of tracheids and especially their number was lower under a 17 hours photoperiod than under 15 and 12 hours and the cell wall thickness in the latter two series did not differ significantly.

As formerly, no significant differences were observed in the mean dimater of tracheids in part II of radius of individual experimental series.

Experiment 4. Effect of alternating short cycles of light and darkness

Four series of plants were exposed to one of the following photoperiods, respectively:

a) 12 hours light — 12 hours darkness
b) 6 hours light — 6 hours darkness (twice a day)
c) 2 hours light — 2 hours darkness (six times a day)
d) continuous illumination: daylight supplemented by artificial light (about 1300 lux from sunset till sunrise).

Thus, the total number of hours of light and darkness in the 3 first series was the same. The time of covering the plants was arranged so that all the plants of these series received the same number of hours of daylight and artificial light daily.

Plants exposed to the 12 hours photoperiods formed resting-buds after 15 — 18 days. These buds developed 15 — 28 days after the plants had been transferred back under continuous illumination. The plants under the 3 remaining photoperiods continued to grow. Only under 6 hours cycles of light and darkness, 3 plants (of 67) formed resting-buds after 20 days of such conditions, and after the next 7 days (when the plants were transferred back to continuous illumination) two other plants formed the resting-bud. One of these buds began to develop 2 days after it had been formed, but the others developed only after 10 to 20 days.

In the "6 + 6" and "2 + 2" series there were obviously lower numbers of needles and particularly dry weight of the plants were visibly lower as compared with those which had received continuous illumination (Table 8). However, the dry weight of plants exposed to "6 + 6" and "2 + 2" treatment was not greater than of those exposed to a 12 hours photoperiod, although the latter had the lowest number of needles.

As in former experiments, the plants under continuous illumination formed only thin-walled tracheids, and thick-walled tracheids were formed under short day (12 hours) conditions (Table 9). Plants that had received "6 + 6" treatment formed fewer thick-walled tracheids, although the cell wall thickness was the same as under short photoperiod. Plants

Table 8

Characteristic of plants before and after experimental treatment with short cycles of light and darkness

Series	Number of tracheids along the radius	Number of needles per 1 pot (5 seedlings)		Dry weight in mg per 1 pot (5 seedlings)			
				aerial part of plants		roots	
		before	after	before	after	before	after
		experimental treatment					
12 hours light +12 hours darkness	6.7		160		121		36
6 hours light +6 hours darkness			178		119		31
2 hours light +2 hours darkness			191		124		39
Continuous light	7.1	117	225	71	193	29	73
µt			23				

Table 9

Effect of short light and dark cycles on the wood formation

Series	Number of tracheids in the part of radius I	II	III	whole radius	Cell wall thickness in the part of radius I	II	III	µt	Radial diameter of trach. in the part of radius I	II	III	µt
					microns				microns			
12 hours light +12 hours darkness	7.1	4.6	4.0	15.7	2.9*	5.8	3.1	—	10.0	10.6	11.7	—
6 hours light +6 hours darkness	7.5	3.6	3.0	14.1	2.7	5.6	3.3	—	10.3	11,2	10.7	—
2 hours light + 2 hours darkness	7.6	1.9	3.8	13.3	2.7	4.9	3.0	0.2	10.6	11.0	11.7	—
Continuous light				14.3	2.8	3.3	3.5	—	10.9	9.8	9.5	0.6
µt	—	0.9	—	—	—	0.3	—	—	0.6	0.7	—	—

* Mean values based on by 64 measurments

exposed to "2+2" experimental treatment, formed only few if any of the thick-walled tracheids and the cell wall thickness was significantly lower.

Thus, under applied conditions of illumination not a total sum of light hours, but the suitable length of light and dark periods was an essential factor affecting the formation of thick-walled tracheids.

Table 10

Mean values of cell wall thickness and radial diameter of tracheids in the second part of radius in the experimental series in which distinclty thickened cell walls occurred

Experimental series	Cell wall thickness		Radial diameter of tracheids of the	
	whole II part of radius	2 central tracheids of the II part of radius	whole II part of radius	2 central tracheids of the II part of radius
	microns			
Experiment 2				
Short day	5.6	5.8	10.7	10.3
Short day+10 lux additional light (continuous illum.)	5.2	5.0	11.8	11.8
Experiment 3				
17 hours light a day	5.2	5.2	11.1	11.0
15 hours light a day	5.8	5.7	12.0	11.8
Experiment 4				
Short day	5.8	5.8	10.7	10.6
6 hours light+6 hours darkness twice a day	5.6	5.6	11.2	11.2

Table 11

Mean values of the cell wall thickness and the radial diameter of tracheids in the whole radius and of 2 chosen cells as representative of the part II of radius (see text)

Experimental series	Cell wall thickness		Radial diameter of tracheids of the	
	whole radius	2 chosen tracheids as representative of the II part of radius	whole radius	2 chosen tracheids as representative of the II part of radius
	microns			
Experiments 2 and 3				
Continuous illumination	3.1	3.3	10.2	10.5
Experiment 4				
Continuous illumination	3.1	3.3	10.2	9.8

In order to verify the manner of characterization of wood in part II of the radius (corresponding to the period of experimental photoperiodic treatment), mean values of cell wall thickness and radial diameter of all tracheids in this zone and mean values of the two chosen, central tracheids of this zone were compared (Table 10). Moreover, in the Table 11 mean values of cell wall thickness and radial diameter of tracheids along the whole radiuses and mean values of two chosen tracheids in control series of plants exposed to continuous illumination have also been compared. It is clear from these comparisons that the characteristic of wood in part II of the radius on the basis of the average size of two centrally situated tracheids in this zone is quite satisfactory.

Experiment 5. Different photoperiodic treatment of various part of the plant

The results of experiment 2 and others confirmed the earlier known fact that formation of thick-walled wood may proceed during extension growth (Żelawski 1957). The author's intention at present was to establish whether the effect of light conditions on the cell wall thickening is independent from the shoot apex behaviour also when the extension growth of the shoot has ceased and when all other parts of the plant except the shoot apex are submitted to uninterrupted illumination. In this way the locus of photoperiodic stimulus perception for these two reactions could be ascertained.

1-year old plants of *Larix polonica* (Rac.) were used in this experiment. After 62 days of continuous growth under uninterrupted illumination (1300 lux at night), the plants were divided into 6 series, each consisting of 4 plants, and submitted to one of the following experimental treatments:

a. plants under continuous illumination (about 1300 lux at night), only the shoot apex covered for 12 night hours daily. Tops of lateral shoots inctact.

b. plants under continuous illumination, only the shoot apex covered (together with young growing needles) for 12 night hours daily. Tops of lateral shoots removed.

c. Whole plants under continuous illumination. Tops of lateral shoots intact.

d. Whole plants under continuous illumination, Tops of lateral shoots removed.

e. Whole plants under short day conditions (12 hours darkness). Tops of lateral shoots intact.

f. Whole plants under short day conditions. Tops of lateral shoots removed.

The tops of main shoots were covered with 40 mm × 40 mm × 36 mm boxes made of light-proof photographic paper — black on one side and silver on the other. These boxes of the shape of a reversed truncated pyramid could easily hold the apical part of the shoot together with a bundle of young growing needles, which every time were slipped into them through the outlet about 0.5 cm². After the top of shoot was covered, the outlet was loosely tightened with dark cotton.

In order to prevent the boxes weighing down on the shoots, they were hung on wooden props.

During 20 days of the above-mentioned treatment all the newly appearing buds in the three decapitated series of plants were systematically removed at a quite early stage of development. After this period all the plants were transferred back under continuous illumination for the next 20 days and then harvested for anatomical examination.

All the plants of the two series where the top of the main shoot was covered (*a* and *b*) formed resting-buds after 17 to 20 days. The lateral shoots of series *a*, where the tops of lateral shoots remained intact, continued growth. Resting-buds formed in plants of the two short day series (*e* and *f*) in the same time as in the first ones. The lateral shoots in series *e*, (where they were not decapitated) also formed resting-buds in these conditions.

Plants exposed to continuous illumination (series *c* and *d*) grew during all the time of experiment.

At the end of the experiment, i.e. 20 days after the plants were transferred back to continuous illumination, the resting-bud on the main shoot of three plants of series *b* (where the tops of lateral shoots had been removed), began to develop rapidly. The bud in the fourth plant was swollen. Resting-buds on the main shoot of plants of series *a*, however, (where the lateral shoots were not decapitated) remained undeveloped in this time and only the lateral buds in the angles of needles on the main shoot began to grow. Similar behaviour of plants was observed when they had received short photoperiods before they were transferred back to continuous light. Where the lateral shoots were decapitated (series *f*) the apical bud on the main shoot of two plants began to develop after 20 days of continuous illumination and the apical buds of two other plants were significantly swollen. In series *e*, where the lateral shoots were intact, only a beginning of development of buds on the lowest lateral shoots but not the buds on the main shoot was observed.

Anatomical examinations were carried out on transversal sections of the basal part of the stem. Radial diameter and cell wall thickness of the last ten tracheids (from cambial zone towards the pith) were measured along 4 radiuses perpendicular to each other. It was decided to measure only the ten last fully differentiated tracheids after ascertaining that into these limits the thick-walled wood had been formed in control plants exposed to short day treatment (Table 12).

It is seen from Table 12 and Fig. 2 that cell wall thickness of tracheids did not change when the top of the main shoot was covered and its extension growth ceased both in partly decapitated and intact plants. There was a marked concurrence of results of measurements of cell wall thickness of tracheids in series *a*, *b*, *c* and *d* where the plants had been exposed to continuous illumination during all the time of experiment.

Table 12

Experiment with top of main shoot covered. Cell wall thickness of 10 last, successive tracheids in radial direction from cambial zone. (microns)

Successive tracheids from cambial zone in radial direction	Experimental series					
	Continuous illumination				Short day	
	*a**	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*
10	2.9	2.7	3.0	3.0	3.2	2.8
9	3.0	2.9	2.9	3.1	4.0	2.8
8	3.0	2.9	2.9	3.1	5.1	2.9
7	3.0	3.1	2.9	2.9	5.2	3.0
6	2.9	3.0	3.0	3.1	5.1	3.0
5	3.0	2.9	3.1	2.9	4.2	3.2
4	2.9	2.9	2.9	2.9	3.6	3.8
3	3.1	2.9	2.7	2.9	3.7	4.5
2	3.0	3.0	2.9	3.1	3.2	4.8
1	3.1	3.1	2.9	3.0	3.1	3.9
Average**	3.0	2.9	2.9	3.0		
μt					0.54	

* See text.

** Each average based on 160 measurements.

The plants which had received 20 short photoperiods, however, had formed a distinct zone of thick-walled tracheids. Besides, in the plants where the lateral shoots remained intact (series *e*), thin-walled tracheids

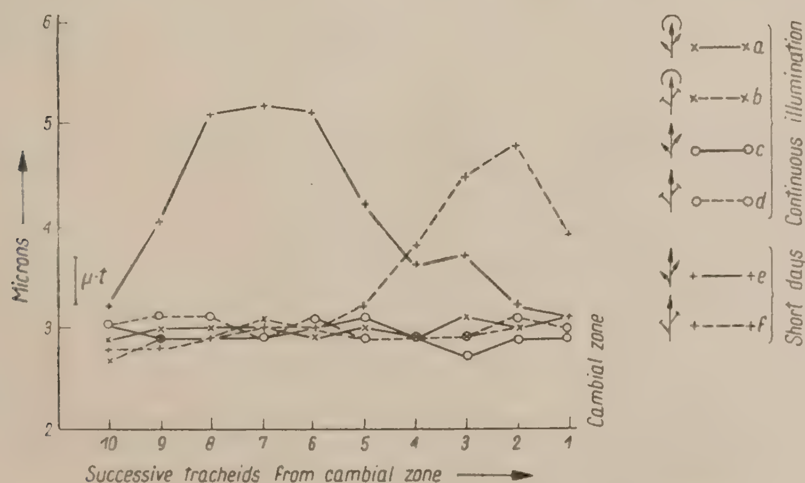


Fig. 2. Experiment with top of main shoot covered. Cell wall thickness of 10 last, successive tracheids in radial direction from cambial zone. Description of experimental series: *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* — see text. (Mean values based on 16 measurements)

Table 13

Experiment with top of main shoot covered. Radial diameter of 10 last, successive tracheids in radial direction from cambial zone (microns)

Successive tracheids from cambial zone in radial direction	Experimental series					
	Continuous illumination				Short day	
	a*	b	c	d	e	f
10	15.7	14.7	18.0	13.5	13.5	14.3
9	15.0	15.7	18.7	13.8	12.8	14.1
8	17.2	14.8	19.4	14.9	12.3	14.9
7	16.7	14.4	17.5	14.3	12.5	16.5
6	16.5	14.5	19.4	14.9	10.9	15.1
5	16.3	14.9	19.7	14.5	11.2	13.5
4	17.8	15.4	19.2	15.2	15.1	13.5
3	17.0	14.2	17.8	14.7	15.9	12.0
2	18.0	14.1	20.0	15.3	18.1	10.9
1	18.5	15.7	19.0	16.7	19.3	13.1
μt				2.3		
Average**	16.9	14.9	18.9	14.8		
μt	0.6					

* See text.

** Each severage based on 160 measurements.

began to form as a result of replacing the plants under continuous illumination. Where the lateral shoots were decapitated, only 1 to 2 of the last formed tracheids had somewhat thinner walls. This might be caused by a delay in the formation of thick-walled tracheids as well as by

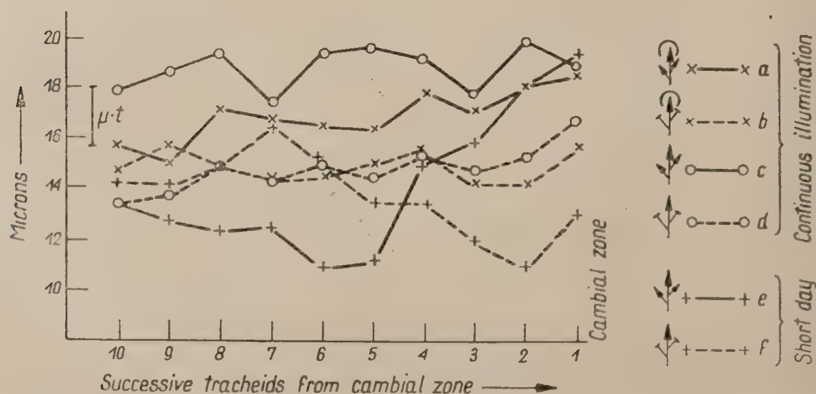


Fig. 3. Experiment with top of shoot covered. Radial diameter of 10 last, successive tracheids in radial direction cambial zone. Description of experimental series: a, b, c, d, e, f — see text. (Mean values based on 16 measurements)

an inhibition of new thin-walled tracheids. formation (as the result of decapitation of the lateral shoots).

The data presented in Table 13 and Fig. 3 show that the radial diameters of the tracheids in decapitated plants or in plants exposed to short day conditions were considerably smaller. Some little decrease of the radial diameter of tracheids was also observed in the plants of series *a*, where only the top of the main shoot was covered but the lateral shoots remained intact under continuous illumination.

The strong accordance of the results in this experiment leads us to believe that these differences observed in the thickness of cell walls and radial diameter of tracheids among the various series of plants are very probably due to experimental treatment, although only 4 plants were used in each series.

DISCUSSION

It has been shown that changes of the cell wall thickness of tracheids under the influence of alternation of photoperiodic conditions may be observed not earlier than after 20 days of experimental photoperiodic treatment. 2 to 3 new thin-walled tracheids were still formed during the 20 days following the beginning of short day treatment. The thick-walled tracheids were formed during the next 16 to 20 days after the plants had already been transferred back to continuous illumination. This fact, probably indicates an inductive character of the reaction or the photoperiodic effect concerned only the celles that were in an early stage of differentiation in the cambial zone.

The inductive character of the photoperiodic reaction is known generally to involve a qualitative change of morphological differentiation of the shoot apex (flowering, resting-bud formation etc.). Cell wall thickening or the change of radial diameter of tracheids under the influence of some photoperiodic conditions, however, may be treated rather as a typical quantitative reaction. This character of reaction has also been shown in experiments where the additional light of low intensity or long photoperiods or short cycles of light and darkness were used. The cell wall thickness of tracheids was always smaller, if the experimental treatment differed widely from the optimal conditions for thick-walled tracheids formation (found to be about 12 hours light and darkness daily). Moreover, a greater number of thin-walled tracheids had formed up to the time when the thick-walled tracheids began to form under such conditions (most widely differing from 12 hours day conditions, especially when additional light of 10 and 200 lux intensity, "2 : 2"

light-darkness, and 17 hours daylength were applied). In other words, under such conditions thick-walled tracheids began to form later after the beginning of the experimental treatment than under short photoperiod. Thus it may be supposed that some inductive period is required for the initiation of the change in wood formation. This supposition is corroborated by the fact that the thick-walled tracheids are still fermed after the plants had been replaced under continuous illumination and that there were only few or no tracheids of intermediate cell wall thickness between zones of the thin and thick-walled tracheids. Thus, the reaction bringing about the cell wall thickening of tracheids as the result of changed light conditions had probably both a quantitative and inductive character. This problem requires however further study.

Unfortunately the present experiments could not provide any conclusions on the yield of photosynthesis upon the varying light conditions which were applied. The question requires also further investigation but it may be seen from the results of experiment in which dry weight was measured that there was no relationship between dry weight increment, number of needles and cell wall thickness of tracheids. Nevertheless it is of interest that the dry weight of plants which had been subjected to 15, 17 and 24 hours photoperiods during 20 days, was similar.

These experiments support the recently revealed fact (Żelawski 1957) that thick-walled tracheid formation is not dependent on the photoperiodic reaction of the shoot apex of larch seedlings and inhibition of extension growth. Żelawski has shown that thick-walled tracheids may be formed during uninterrupted extension growth of the shoot apex under low intensity additional light (as described earlier). It has now been shown that also the thin-walled tracheids may be formed even when the extension growth of the shoot has ceased (in experiment where only the top of main shoot was covered). This experiment disclosed, moreover, the so far unknown fact that also locus of perception of the photoperiodic stimulus is different in these two reactions. Most important for the processes bringing about cell wall thickening was the kind of photoperiodic treatment to which full grown needles were subjected. These facts seem to show that there is no direct dependence between extension growth of shoots and cell wall thickening of tracheids in larch seedlings.

Nevertheless it was shown that cambial activity (i.e. division of cambial cells) may cease after some period of short day treatment. In this respect results are in accordance with the observations of other authors (Wareing 1951, Wareing, Roberts 1956) concerning *Pinus* and *Robinia*. It is still not clear, however, whether the inhibition of cambial activity as a result of short day influence was induced directly through the needles or mature leaves (as Wareing suggested) or was due to

the cessation of extension growth and resting-bud formation which occurred earlier in the present investigation.

The results of experiments concerning the influence of photoperiodic conditions on the radial diameter of tracheids were different in seedlings and in 1-year-old plants. This influence was observed only in older plants where the mean diameter of tracheids was larger. This divergence may probably be due to the difference between the mean sizes of radial diameter of tracheids in younger and older plants. The effect of photoperiodic treatment on the radial diameter of tracheids may supposedly be observed only when the mean diameter of tracheids is sufficiently large. The mean diameter of tracheids increases gradually with the age of woody plants in their youth. Wichrow 1949 has also shown that the difference between the radial diameter of tracheids of early and late wood increases in the individual annual rings, as the width of the rings increases with the age of the plant. This fact was also shown in the first part of present investigation (Wodzicki 1960). Distinct difference between the size of radial diameter of tracheids of early and late wood might be observed only in older plants where the mean width of the annual ring and the mean radial diameter of tracheids are greater.

Taking all this into account it may be concluded that the changes of radial diameter of tracheids observed under continuous light and short day conditions in older plants was due to the influence of the photoperiodic factor on the radial diameter of tracheids.

Some decrease of the radial diameter of tracheids was observed when the top of the main shoot only was subjected to short day conditions while the lateral shoots remained intact. A visible decrease of the radial diameter of tracheids was moreover observed after decapitation of the lateral shoots. Simultaneously no change of cell wall thickness of tracheids as the result of decapitation or shoot apex covering was observed. This fact may suggest that the radial diameter of tracheids is dependent on the extension growth of shoots, contrary to the cell wall thickening.

Additional evidence that the processes of radial diameter growth and of cell wall thickening of tracheids were not controlled by the same reaction of plant to photoperiodic conditions seems to be provided by the fact that the decrease of radial diameter of tracheids was observed somewhat later than cell wall thickening. This delay of the decrease of radial diameter of tracheids as compared with thick-walled tracheids formation had been also observed earlier at the beginning of late wood formation in plants grown under natural conditions (Wodzicki 1960).

Results of the present experiments are insufficient for establishing, whether the influence of the shoot apex on the radial diameter growth of tracheids was direct on growing cells in the cambial zone or intermediate through its effect on the activity of cambium. Some light is

shed on the latter supposition by the fact that the radial diameter of the last few layers of tracheids in the annual ring in plants grown under natural conditions decreases gradually i.e. the most flattened tracheids are situated nearest the cambium, (a fact known also in other woody plants (Sokołowski 1927). This pattern of radial diameter is specific for cells growing after division in the cambial zone. Therefore, the gradual decrease of radial diameter of the last layers of tracheids towards the cambium may be understood as the result of simultaneous cessation of radial growth of all cell layers in the cambial zone (or first of those neighbouring the cambium). For the elucidation of this question further investigations of the influence of the apical growth on the cambial activity during the vegetation season are required.

The present experiments provide also some new observations concerning the photoperiodic reaction of the shoot apex. It has been shown that second-year larch plants may be induced to resting-bud formation as result of 20 short days treatment and to a second period of extension growth after being transferred again to continuous light. Thus the reaction of older plants is the same as that observed earlier on a few-months-old seedlings of the European larch (Żelawski 1956). Moreover, it was shown that the apex of the main shoot may be induced to dormancy separately by covering only the apical part of the shoot during extension growth of all the lateral shoots. Therefore, the kind of photoperiodic treatment to which were subjected young growing needles or the growth apex itself, was the most important factor, regardless of the photoperiodic treatment to which were submitted other parts of the plant (together with all the other growing apices of lateral shoots).

It is known from Wareing's experiments (1954) that the shoot apex of *Betula pubescens* plants may be also induced to formation of the apical bud by covering only the top of the shoot but it was not clear from Wareing's experiments, if there also occurred some growth of the lateral shoots.

Results of further investigations concerning the influence of extension growth on wood formation in larch seedlings will be published in the next paper of this series.

SUMMARY

The influence of different conditions of illumination on the wood formation and the extension growth of seedlings and 1-year-old plants of larch were studied. It has been observed that resting-bud formation and first signs of the thick-walled tracheids formation occur not erlier than after 20 short photoperiods. Similarly new thin-walled tracheids were observed 16 to 20 days after the plants had been replaced under continuous illumination. It was also observed that under additional light of low intensity during night hours (as supplement to daylight), thick-walled

tracheids were also formed as well as under the alternating short 2 and 6 hours periods of light and darkness, or 15 and 17 hours photoperiods. The smallest cell wall thickness of tracheids, however, and fewest thick-walled tracheids were observed under conditions most widely differing from the 12 hours treatment. No correlation between dry weight, number of needles and thick-walled tracheids formation under different conditions of illumination has been demonstrated. The influence of photoperiods on radial diameter of tracheids was observed in 1-year-old plants. Simultaneously no influence of the cessation of main shoot extension growth on the thickening of cell walls of tracheids were detected. Moreover, it was revealed that the apex of the main shoot could be induced to dormancy, when only the top of the shoot was covered, while all the lateral shoots went on growing under continuous illumination.

The results are discussed.

Department of Plant Physiology, Agricultural College SGGW
Warsaw

REFERENCES

Budkiewicz E. W., 1956, Anatomiczeskoje strojenije drewiesiny widow *Larix* w swiazi s ich sistematikoj, Bot. Žurn. 41 (1): 64—80.

Molski E., Żelawski W., 1958, Wstępne badania anatomiczne procesu kształtowania się drewna późnego w słoju rocznym u siewek modrzewia (*Larix europea* DC.) w związku z warunkami długości oświetlenia dziennego, Acta Soc. Bot. Pol. 27 (1): 83—102.

Sokołowski S., 1927, Budowa roślin drzewiastych, Lwów.

Wareing P. F., 1951, Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species, Physiologia Plantarum 4 (3): 546—561.

Wareing P. F., 1954, Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy, Physiologia Plantarum 7 (2): 261—277.

Wareing P. F., Roberts D. L., 1956, Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudacacia* L., The New Phyt. 55: 356—366.

Wodzicki T., 1960, Investigation on the kind of wood formed by *Larix polonica* Rac. under various Photoperiodic conditions. I. Plants growing in natural conditions, Acta Soc. Bot. Pol. 29 (4): 713—730.

Wichrow W. E., 1949, Strojenie i fiziko-mechaniczeskije swojstwa ranniej i pozdniej drewiesiny sibirskoj listwiennicy, Trudy Inst. Lesa 4: 174—194.

Żelawski W., 1956, Badania rocznej rytmiki rozwojowej rośliny drzewiastej ze szczególnym uwzględnieniem reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia europejskiego, Acta Soc. Bot. Pol. 25 (2): 245—274.

Żelawski W., 1957, Dalsze badania reakcji fotoperiadycznej siewek modrzewia (*Larix europea* DC.), Acta Soc. Bot. Pol. 26 (1): 80—103.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Wpływ auksyn i gibereliny na intensywność transpiracji pomidorów

The influence of auxins and gibberellin on transpiration intensity of tomatoes

M. MICHNIEWICZ

Dane, jakie znajdujemy w literaturze odnośnie wpływu substancji wzrostowych na transpirację, nie są zgodne.

Szereg prac wskazuje, że pod wpływem tych substancji następuje obniżenie transpiracji. Brown (1946) spryskując siewki fasoli roztworem 2,4-D o stężeniu 0,1% stwierdził obniżenie transpiracji o 34% w stosunku do roślin kontrolnych. Player (1950) osiągnął podobny efekt spryskując rącznik roztworem kwasu indolilooctowego o tym samym stężeniu. Tonzig i Trezzi (1954) stwierdzili obniżenie natężenia parowania o 20—25% pod wpływem zadziałania na roślinę kwasem indolilooctowym o stężeniu 10^{-4}M. Podobne rezultaty uzyskał Tarłowski (1955). Wykazał on, że opryskiwanie fasoli 0,3% roztworem 2,4-D hamowało transpirację już po trzech dniach po zabiegu.

Znane są jednak badania, w których wykazano, że substancje wzrostowe wzmagają parowanie.

Amlong (1943) mocząc przed siewem nasiona szeregu roślin uprawnych (pomidora, marchwi, buraka cukrowego) w roztworach soli sodowej i potasowej kwasu naftylooctowego stwierdził, że rośliny wyrosłe z nasion doświadczalnych charakteryzowało intensywniejsze parowanie w porównaniu do roślin kontrolnych. Silniejsze parowanie u roślin doświadczalnych było wynikiem zwiększenia ilości szparek oddechowych na jednostkę powierzchni liści.

Wzmożoną transpirację pod wpływem opryskiwania roślin roztworami substancji wzrostowych o wysokim stężeniu (herbicydami) zaobserwowali Kennedy i współautorzy (1954). Stwierdzili oni, że siano z roślin opryskiwanych na kilka dni przed ścięciem wysychało znacznie szybciej. Zjawisko to tłumaczą tym, że pod wpływem preparatu następuje zwiększenie odpływu wody z łodygi do liści.

Również Popow i współautorzy (1954), którzy opryskiwali jabłonie i morele roztworami 2,4-D o stężeniu 0,05% obserwowali wzmożoną transpirację i uwodnienie liści.

Znacznie mniej wiemy o wpływie gibereliny na proces transpiracji.

Nieliczne prace, jakie poruszają to zagadnienie, wskazują, że związek ten wzmaga parowanie rośliny. Stwierdził to Sivadijan (1957) na przykładzie fasoli oraz Coulombe i Paquin (1959) na pomidorach. Efekt, jaki wywarło spryskanie pomidorów roztworem gibereliny, okazał się jednak krótkotrwały.

Niewątpliwie duży wpływ na parowanie ma stopień rozwarcia szparek oddechowych. Wpływ substancji wzrostowych na ruch szparek badało szereg autorów. Boysen Jensen 1935 (cyt. Johansen 1954) wprowadzał naturalną auksynę w ogonki liściowe gorczycy białej i bzu czarnego nie uzyskując zmian w stanie otwarcia szparek. Zbliżone wyniki miał Player (1950), który opryskiwał liście kukurydzy roztworem 2,4-D.

Inni autorzy jak Ferri i Lex (1948), Ferri i Rachid (1949), Brandbury i Ennis (1949 i 1952), obserwowali zamykanie szparek pod wpływem zadziałania substancjami wzrostowymi. Podobne rezultaty otrzymała Maciejewska-Potapczyk (1955) działając solą sodową kwasu 2,5-D na *Pelargonium*. Działanie stosowanego przez nią preparatu tłumaczy odwadnianiem komórek zamykających.

Johansen (1954) w doświadczeniach nad gorczycą białą uzyskał zamykanie szparek tylko wtedy, gdy substancję wzrostową wprowadzał do gleby. Opryskiwanie roślin lub zanurzanie ogonków liściowych w roztworze kwasu indolilooctowego nie wpływało na stan otwarcia szparek.

Jak podaje Sivadijan (1957), giberelina nie wywiera wpływu na stopień rozwarcia szparek oddechowych wzmagając jedynie transpirację kutikularną.

Duże zainteresowanie wzbudza problem współdziałania auksyny i gibereliny w procesach fizjologicznych. Z przeglądu literatury zebranej na ten temat w publikacjach Briana (1959) i Michniewicza (1960) widać, że zagadnienie to nie jest jednak w pełni wyjaśnione, a wyniki uzyskane przez różnych autorów nie są zgodne. Stwierdzono bowiem, że jednoczesne traktowanie rośliny auksyną i gibereliną może wywoływać zarówno zjawiska synergizmu, jak i antagonizmu.

Dane, jakie mamy na temat współdziałania auksyny i gibereliny, odnośnie do ich wpływu na gospodarkę wodną rośliny, są bardzo skąpe. Znana mi jest tylko praca Durego i Jensena (1957), w której autorzy stwierdzili synergiczne oddziaływanie tych związków w procesie pobierania wody.

Jak wynika z przeglądu zreferowanej literatury, wpływ auksyn na proces transpiracji nie jest ostatecznie wyjaśniony. Bardzo mało wiemy także o wpływie gibereliny na przebieg transpiracji. Nie jest też znane zagadnienie współdziałania obu tych substancji w tym procesie. Wydaje się więc, że cel pracy niniejszej, polegający na zbadaniu wpływu auksyny i gibereliny oraz łącznego działania tych związków na proces transpiracji, jest w pełni uzasadniony.

METODYKA

Doświadczenia przeprowadzono na pomidorach odmiany „Karzełek Puławski”, będących w tym samym wieku (4—8 tygodni) i wyselekcjonowanych pod względem wielkości.

Natężenie transpiracji badano przy pomocy potometrów, którymi były wykalibrowane przy pomocy rtęci, rurki szklane w kształcie litery U. Potometry wypełnione wodą, bez roślin, służyły jako kontrolne i wskazywały ubytek wody wskutek bezpośredniego parowania powierzchni cieczy. Ilość wyparowanej wody przeliczano na świeżą lub suchą masę liści i na jednostkę czasu.

Rośliny poddawano działaniu soli potasowej kwasu 1-naftylooctowego (KNAA), kwasu 3-indoliloootowego (IAA) lub kwasu giberelinowego (GA).

Wiek pomidorów w doświadczeniach z KNAA wynosił 4 lub 8 tygodni. Końce uciętych roślin zanurzano w wodnych roztworach tej soli na przeciąg dwu godzin, a pomidory kontrolne moczono w wodzie. Po upływie tego czasu rośliny wyjmowano i po opłukaniu wodą umieszczano w potometrach wypełnionych wodą. Doświadczenia prowadzono w szklarni przy temperaturze 20—25°C i wilgotności względnej powietrza 50—55%.

W doświadczeniach z IAA i z GA rośliny, których wiek wynosił 6 tygodni. wkładano bezpośrednio po ucięciu do potometrów wypełnionych roztworami odpowiednich preparatów lub do potometrów z wodą. Co drugi dzień roztwory te zmieniano na świeże. Potometry umieszczano w pokoju na świetle naturalnym przy temperaturze 18—19°C i wilgotności względnej powietrza 50—55%.

Warunki doświadczenia. w którym badano wpływ IAA, GA i łącznego działania obu preparatów na proces transpiracji, różniły się tym, że potometry umieszczano w luminostacie o 12-godzinnym dniu, którego światło miało widmo bardzo zbliżone do widma światła naturalnego. Temperatura w luminostacie wynosiła 21°C, a wilgotność względna powietrza 68%.

Doświadczenia przeprowadzano na 8—10 roślinach w każdym wariancie, w powtórzeniu trzykrotnym.

Zbadano także wpływ auksyny i gibereliny na stopień rozwarcia szparek oddechowych, który określano metodą Lloyda (cyt. Curtis, Clark 1950). Pomiary przeprowadzono na dziesięciu roślinach w każdym wariancie, a próbki pobierano z 5—6 liści. Na każdym liściu obserwowano tyle szparek, ile się znajdowało w obrębie trzech pól widzenia mikroskopu, przy powiększeniu 400×. Stopień rozwarcia szparki mierzono przy pomocy podziałki mikrometrycznej.

Wyniki wszystkich doświadczeń poddano analizie statystycznej obliczając najmniejszą różnicę udowodnioną przy P = 0,05.

Doświadczenia z KNAA wykonano w roku 1955 w Ośrodku Biologii Stosowanej UMK w Koniczynce.

Eksperymenty z IAA i GA przeprowadzono w latach 1959—1960, w majątku UMK Piwnice pod Toruniem. Dane liczbowe przedstawione w niniejszej pracy, dotyczące wpływu obu tych preparatów na proces transpiracji, uzyskano z doświadczeń prowadzonych przez I. Furdynę. Wyniki innych identycznych doświadczeń były bardzo zbliżone.

WYNIKI

1. Wpływ auksyny na transpirację pomidorów

a. Doświadczenia z solą potasową kwasu 1-naftylooctowego. Wyniki obu doświadczeń nad wpływem moczenia pomidorów w roztworze KNAA na natężenie transpiracji, przedstawione są w tabeli 1 i na wykresie ryc. 1.

Tabela 1 — Table 1

Wpływ soli potasowej kwasu 1-naftylooctowego na natężenie transpiracji pomidorów
The influence of potassium salt of 1-naphthaleneacetic acid on transpiration intensity of tomatoes

Doświadczenie 1* — Experiment 1

W godzinach In hours od do from to	Ilość mg wody wyparowanej na 1 godz i na 1 g świeżej masy liści / Water loss in mg per 1 hr and per 1 g fresh weight of leaves — Stężenie preparatu w % Concentration in p.c. 0	0,0005	0,001	0,005	Najmn. różn. udowod. The least signific. differ. P = 0,05	Ilość wyparow. wody w % przyjmując wartość kontrolną = 100% / Water loss in p.c. Control = 100 p.c. — Stężenie preparatu w % Concentration in p.c. 0,0005	0,001	0,005
0— 3	540,0	503,3	536,6	690,0	89,71	93,2	99,3	127,7
3— 8	602,1	572,0	692,4	662,4	78,52	95,0	114,9	110,0
8— 28	358,3	349,1	424,9	387,0	58,41	97,4	118,5	108,0
28— 52	766,6	783,3	883,3	783,3	85,61	102,1	115,2	102,1
52— 76	841,6	875,0	941,6	800,0	97,24	103,9	111,8	95,0
76—100	750,0	758,3	787,5	650,0	96,47	101,1	105,0	86,6
100—124	666,6	679,2	720,8	587,5	75,21	101,8	108,1	88,1
124—148	633,3	620,8	641,6	566,6	86,47	98,0	101,3	89,4

* Doświadczenia przeprowadzono w okresie 10—25. VIII. 1955. Wiek roślin 8 tygodni.

Experiment period 10—25 VIII 1955. Age of plants 8 weeks.

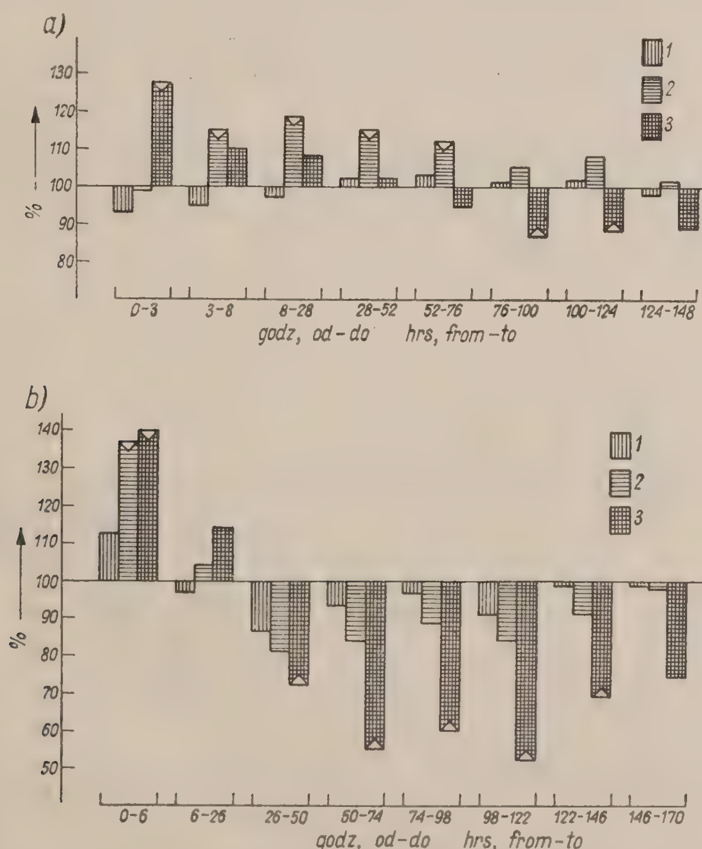
Doświadczenie 2 ** — Experiment 2

W przeliczeniu na suchą masę — Calculated per dry weight

0— 6	4167	4700	5700	5833	1247,3	112,7	136,7	139,9
6— 26	2675	2598	2782	3055	685,1	97,1	104,0	114,2
26— 50	3271	2821	2660	2378	724,4	86,2	81,3	72,6
50— 74	3822	3574	3203	2095	1021,1	93,5	83,8	54,8
74— 98	2978	2901	2648	1787	985,5	97,4	88,9	60,0
98—122	3242	2954	2727	1693	1347,0	91,1	84,1	52,2
122—146	2911	2889	2655	2009	857,6	99,2	91,2	69,0
146—170	3021	2991	2961	2251	862,0	99,0	98,0	74,5

** Doświadczenie przeprowadzono w okresie 31. VIII. do 20. IX. 1955. Wiek roślin 4 tygodnie.

Experiment period 31.VIII—20.IX. 195 Age of plants 4 weeks.



Ryc. 1. Wpływ soli potasowej kwasu 1-naftylooctowego na natężenie transpiracji pomidorów (Ilość wyparowanej wody w %. Wartość kontrolna — 100%)
a — doświadczenie 1; *b* — doświadczenie 2. *1* — stężenie: 0,0005%; *2* — stężenie: 0,001%; *3* — stężenie: 0,005%. Słupki wcięte — różnice istotne

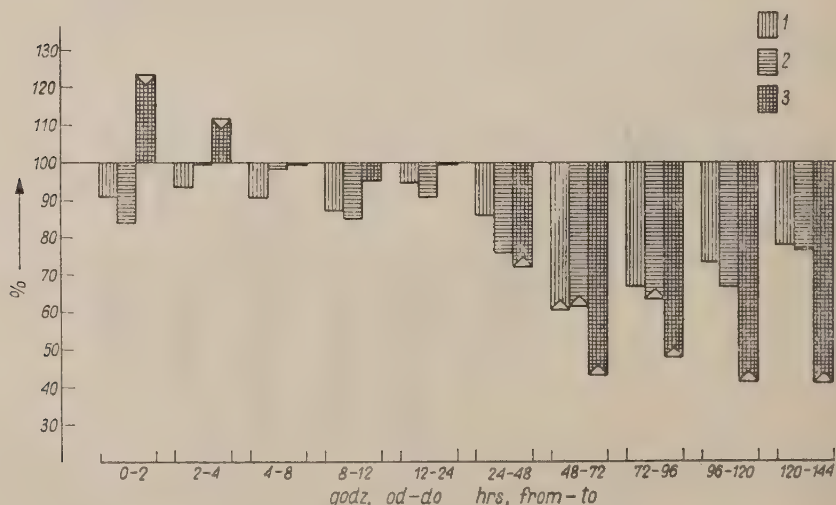
The influence of potassium salt of 1-naphthaleneacetic acid on transpiration intensity of tomatoes (Water loss in p.c. Control = 100 p.c.)
a — experiment 1; *b* — experiment 2. *1* — concentration: 0,0005%; *2* — concentration: 0,001%; *3* — concentration: 0,005%. Indented columns — significant differences

Dane uzyskane w doświadczeniu 1 wskazują, że w 3 godziny po zadziałaniu substancją wzrostową o stężeniu 0,001% transpiracja uległa wzmożeniu. Stan taki trwał 3 dni. Po tym terminie natężenie transpiracji roślin doświadczalnych i kontrolnych wyrównało się.

Preparat o najwyższym stężeniu (0,005%) wzmógł transpirację bardzo silnie, ale tylko w ciągu pierwszych trzech godzin po zadziałaniu. Po tym czasie obserwuje się spadek nasilenia transpiracji tak, że w okresie 4 i 5 doby trwania doświadczenia ilość wyparowanej wody u roślin doświadczalnych była istotnie niższa w stosunku do kontroli. Ostatni pomiar wskazuje, że natężenie transpiracji znów zbliża się do wielkości charakterystycznej dla roślin kontrolnych.

Moczenie pomidorów w roztworze o stężeniu najniższym (0,0005%) nie wpłynęło tu w sposób istotny na natężenie transpiracji.

Istotne zwiększenie intensywności parowania w doświadczeniu 2 stwierdzono tylko w okresie pierwszych 6 godzin po zadziałaniu substancją wzrostową o stężeniu 0,001 i 0,005%. W dalszym okresie natężenie transpiracji roślin moczonych w roztworze o stężeniu 0,001% wykazywało pewne obniżenie w stosunku do transpiracji roślin kontrolnych, zniżka ta była jednak nieistotna.



Ryc. 2. Wpływ kwasu 3-indoliloocotowego na natężenie transpiracji pomidorów (Ilość wyparowanej wody w %. Wartość kontrolna = 100%)

1 — stężenie: 0,0001%; 2 — stężenie: 0,0005%; 3 — stężenie: 0,001%. Słupki wcięte — różnice istotne

The influence of 3-indolylacetic acid on transpiration intensity of tomatoes (Water loss in p.c. Control = 100 p.c.)

1 — concentration: 0,0001%; 2 — concentration: 0,0005%; 3 — concentration: 0,001%. Indented columns — significant differences

Tabela 2 — Table 2

Wpływ kwasu 3-indolilooctowego na natężenie transpiracji pomidorów

The influence od 3-indolylacetic acid on transpiration intensity of tomatoes

W godzinach in hours od do from to	Ilość mg wody wyparowanej na 1 godz i na 1 g świeżej masy liści. Water loss in mg per 1 hr and per 1 g fresh weight of leaves. Stężenie preparatu w % Concentration in p.c. 0	0,0001	0,0005	0,001	Najmn. różn. udowod. The least signific. differ. P = 0,05	Ilość wyparowanej wody w %% przyjmując wartość kontrolną = 100% Water loss in p.c. Control = 100 p.c. Stężenie preparatu w % Concentration in p.c. 0,0001	0,0005	0,001
0— 2	219,2	197,5	183,9	270,7	36,72	90,1	83,8	123,4
2— 4	184,0	172,2	183,3	205,2	20,34	93,5	99,6	111,9
4— 8	150,2	136,1	148,2	149,6	19,41	90,6	98,6	99,6
8— 12	105,8	92,1	89,6	100,4	19,00	87,0	85,1	94,8
12— 24	84,7	79,8	76,8	84,4	16,43	94,2	90,6	99,6
24— 48	68,0	58,3	51,5	48,4	18,92	85,7	75,7	71,1
48— 72	69,5	42,3	42,8	29,8	19,14	60,8	61,5	42,8
72— 96	59,2	39,5	37,4	28,2	21,35	66,7	63,1	47,6
96—120	55,4	40,5	37,0	22,7	16,05	73,1	66,7	40,9
120—144	45,8	35,5	34,9	18,5	20,58	77,8	76,5	40,5

Doświadczenie przeprowadzono w okresie 16. I — 6. II. 1960.
Wiek roślin 6 tygodni.
Experiment period 16. I — 16. II. 1960.
Age of plants 6 weeks.

Rośliny, poddane działaniu preparatu o stężeniu 0,005%, parowały wyraźnie słabiej w okresie między 2 a 6 dniem trwania doświadczenia. Natężenie transpiracji po tym terminie, mimo iż jest słabsze niż u roślin kontrolnych, nie wykazało jednak różnic istotnych.

Początkowy wzrost transpiracji, a następnie jego spadek obserwujemy również u roślin poddanych działaniu roztworu o stężeniu najniższym (0,0005%). Wszystkie różnice w stosunku do kontroli okazały się jednak nieistotne.

b. Doświadczenia z kwasem 3-indolilooctowym. Ze względu na to, że rośliny poddawane były tu działaniu auksyny przez cały czas trwania doświadczenia, użyto stężeń słabszych (od 0.0001 do 0.001%). Preperat o wyższej koncentracji działał toksycznie.

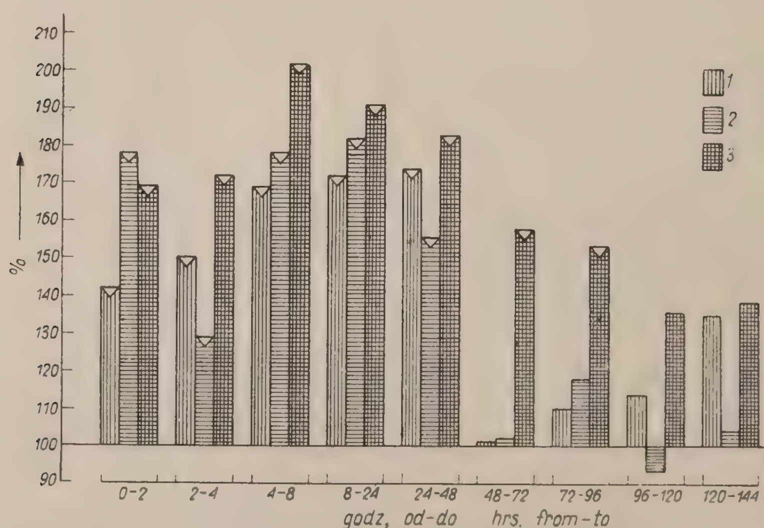
Jak widać z tab. 2 i z wykresu ryc. 2, IAA stymulował proces transpiracji tylko w pierwszych godzinach po zadziałaniu. W późniejszym okresie preparat ten wpływał na transpirację hamująco. Najbardziej wyraźne efekty uzyskano stosując auksynę w stężeniu 0,001%. Najsilniejsze hamowanie obserwowano w okresie pomiędzy 2 a 3 dobą po zadziałaniu auksyną. Później hamujący wpływ wywoływał tylko preparat o najwyższym stężeniu.

Wyniki doświadczeń wskazują dalej, że w miarę trwania eksperymentu intensywność transpiracji bardzo wyraźnie malała.

Dane uzyskane w doświadczeniach z kwasem indolilooctowym odpowiadają zatem wynikom eksperymentów z solą potasową kwasu naftylooctowego.

2. Wpływ kwasu giberelinowego na natężenie parowania pomidorów

Dane uzyskane z doświadczeń nad wpływem GA na transpirację zebrane są w tab. 3 i na wykresie ryc. 3. Preparat ten bardzo silnie stymulował proces transpiracji, jednak efekt ten utrzymywał się tylko przez



Ryc. 3. Wpływ kwasu giberelinowego na natężenie transpiracji pomidorów (Ilość wyparowanej wody w %. Wartość kontrolna = 100%)

1 — stężenie: 0,0005%; 2 — stężenie: 0,001%; 3 — stężenie: 0,005%. Słupki wcięte — różnice istotne

The influence of gibberellic acid on transpiration intensity of tomatoes (Water loss in p.c. Control = 100%)

1 — concentration: 0,0005%; 2 — concentration: 0,001%; 3 — concentration: 0,005%. Indented columns — significant differences

Tabela 3 — Table 3

Wpływ kwasu giberelinowego na natężenie transpiracji pomidorów

The influence of gibberellic acid on transpiration intensity of tomatoes

W godzinach In hours od do from to	Ilość mg wody wyparowanej na 1 godz i na 1 g świeżej masy liści Water loss in mg per 1 hr and per 1 g fresh weight of leaves Stężenie preparatu w % Concentration in p.c. 0	0,0005	0,001	0,005	Najmn. różn. udowod. The least signific. differ. P = 0,05	Ilość wyparowanej wody w %% przyjmując wartość kontrolną = 100% Water loss in p.c. Control = 100 p.c. stężenie preparatu w % Concentration in p.c. 0,0005	0,001	0,005
0— 2	88,7	125,9	157,9	150,0	28,41	141,9	178,0	169,1
2— 4	96,0	144,7	124,3	165,2	25,32	150,7	129,4	172,0
4— 8	61,9	105,0	110,5	134,4	26,45	169,6	178,5	217,1
8— 24	69,9	120,4	127,5	134,0	28,11	172,2	182,4	191,1
24— 48	51,1	89,1	77,0	93,6	21,75	174,3	150,6	183,1
48— 72	54,5	55,2	55,8	85,9	27,21	101,2	102,3	157,6
72— 96	36,8	40,5	43,4	56,6	19,72	110,0	117,9	153,8
96—120	27,7	31,7	26,2	37,6	18,97	114,4	94,5	135,7
120—144	21,3	28,8	22,3	29,5	12,38	135,2	104,6	138,4

Doświadczenie prowadzono w okresie 10—30 X. 1959.
Wiek roślin 6 tygodni.
Experiment period 10—30. X. 1959.
Age of plants 6 weeks.

cztery doby po zadziałaniu. W miarę trwania doświadczenia parowanie malało, a różnice w intensywności tego procesu między roślinami doświadczalnymi a kontrolnymi stopniowo zacierały się. Największy wpływ na proces transpiracji pomidorów wywarła giberelina stosowana w stężeniu najwyższym.

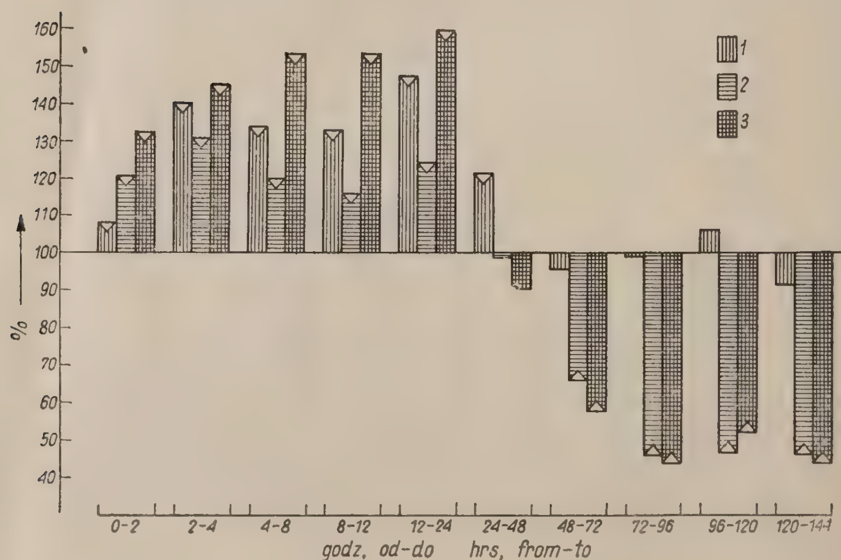
3. Wpływ łącznego działania kwasu indolilooctowego i giberelinowego na proces transpiracji

Doświadczenia te przeprowadzone zostały w stałych warunkach świetlnych, termicznych i wilgotnościowych. IAA użyto w stężeniu 0.001%, a GA w stężeniu 0,005%, tj. w tych koncentracjach, które wy-

wierały najsilniejszy wpływ na proces transpiracji. Wyniki doświadczeń przedstawione są w tab. 4 i na wykresie ryc. 4.

Widzimy tu, że w ciągu pierwszej doby auksyna pobudzała transpirację rośliny, a potem wywoływała jej obniżenie. Giberelina stymulowała ten proces przez dwie doby. Później związek ten nie wpływał na natężenie parowania w sposób istotny.

W okresie, w którym auksyna przyspieszała transpirację, stosowana jednocześnie z GA wzmagała pobudzający efekt gibereliny. Później, gdy IAA wywoływał hamowanie parowania, wprowadzenie gibereliny zwiększało nieco hamujące działanie auksyny. Zgodnie z wynikami analizy statystycznej, zmiany natężenia transpiracji w tym okresie wywołane gibereliną nie były jednak istotne.



Ryc. 4. Wpływ auksyny i gibereliny na natężenie transpiracji pomidorów (Ilość wyparowanej wody w %. Wartość kontrolna = 100%)

1 — GA (0,005%); 2 — IAA (0,001%); 3 — GA + IAA
Słupki wcięte — różnice istotne

The influence of auxin and gibberellin on traspiration intensity of tomatoes (Water loss in p.c. Control = 100 p.c.)

1 — GA (0,005%); 2 — IAA (0.001%); 3 — GA + IAA
Indented columns — significant differences

Tabela 4 — Table 4

Wpływ auksyny i gibereliny na natężenie transpiracji pomidorów

The influence of auxin and gibberellin on transpiration intensity of tomatoes

W godzinach In hours od do from to	Ilość mg wyparowanej wody na 1 godz i na 1 g świeżej masy liści Water loss in mg per 1 hr and per 1 g fresh weight of leaves — Rodzaj związku Kind of compound: H_2O	GA	IAA	GA+IAA	Najmn. różn. udowod. The least signific. differ. P = 0,05	Ilość wyparowanej wody w %% przyjmując wartość kontrolną = 100 % Water loss in p.c. Control = 100 % — Rodzaj związku Kind of compound: GA	IAA	GA+IAA
0— 2	218,5	236,8	263,4	289,3	9,21	108,3	120,5	132,4
2— 4	128,0	180,0	167,4	185,6	11,38	140,6	130,7	145,0
4— 8	102,5	136,8	122,5	156,7	10,81	133,4	119,5	152,8
8— 12	92,7	123,0	107,2	142,1	14,11	132,6	115,6	153,2
12— 24	73,4	108,0	91,2	117,1	15,34	147,1	124,2	159,5
24— 48	68,8	83,4	68,1	62,5	12,52	121,2	98,9	90,8
48— 72	49,1	46,9	32,6	28,4	11,88	95,5	66,3	57,8
72— 96	44,1	43,7	20,5	19,3	13,50	99,0	46,4	43,7
96—120	29,3	31,1	13,7	15,3	10,60	106,1	46,7	52,2
120—144	28,3	25,9	13,1	12,4	11,70	91,5	46,2	43,8

Doświadczenie prowadzono w okresie 16. II — 15. III. 1960.
Wiek roślin 6 tygodni.
Experiment period 16. II — 15. III. 1960.
Age of plants 6 weeks.
GA w stężeniu 0,005%.
IAA w stężeniu 0,001%.
GA in concentration 0.005 p.c.
IAA in concentration 0.001 p.c.

4. Wpływ auksyny i gibereliny na ruch szparek oddechowych

W badaniach nad wpływem substancji wzrostowych na stan otwarcia szparek, użyto KNAA, IAA i GA we wszystkich stężeniach, jakie stosowano w doświadczeniach, których wyniki przedstawiono powyżej. Preparaty te, mimo iż wywierały znaczne zmiany w procesie transpiracji, nie wpływały na ruch szparek oddechowych. Ilustracją tego mogą być wyniki przykładowo podanego tu doświadczenia, zebrane w tabeli 5.

Tabela 5 — Table 5

Wpływ auksyny i gibereliny na stopień rozwarcia szparek oddechowych mierzony w μ

The influence of auxin and gibberellin on stomatal pore dimensions in μ

Rodzaj związku Kind of compound	Czas w godz po zadziałaniu Time in hrs after treatment			
	2	24	72	120
H_2O	1,73	2,45	2,82	2,59
GA	1,79	2,35	3,03	2,63
IAA	1,59	2,37	3,12	2,60
IAA + GA	1,61	2,37	3,05	2,73
Najmniejsza różnica udowodniona The least significant difference	0,26	0,28	0,36	0,32

DYSKUSJA

Doświadczenia nad wpływem auksyn na proces transpiracji pomidorów zgodnie wykazały, że substancje te w pierwszym okresie po zadziałaniu wzmagają parowanie rośliny, następnie zaś wpływają na transpirację hamująco. Efekt, jaki wywiera auksyna, po pewnym czasie stopniowo zanika.

Zarówno początkowy okres stymulacji, jak i późniejsze hamowanie transpiracji wywołane auksyną, oraz wielkość efektu, różniły się w poszczególnych doświadczeniach bardzo wyraźnie. Zjawisko to tłumaczyć należy przede wszystkim różnymi warunkami zewnętrznymi, wiekiem roślin oraz rodzajem substancji i metodą jej wprowadzania. Warunki środowiska i wiek roślin mogły być także powodem znacznych odchyleń w ilościach wyparowanej wody w poszczególnych doświadczeniach.

Wyniki uzyskane w niniejszej pracy przyczyniają się więc w pewnym stopniu do wyjaśnienia sprzeczności, jakie istnieją w literaturze cytowanej we wstępie, dotyczącej wpływu substancji wzrostowych na proces transpiracji roślin. Poszczególne badania wykonywano bowiem na różnych roślinach niejednakowego wieku, w odmiennych warunkach środowiska, stosując przy tym różnorodne metody wprowadzania preparatów. Również pomiary intensywności transpiracji przeprowadzono w różnym okresie po wprowadzeniu substancji wzrostowej, co ma przecież zasadniczy wpływ na wynik doświadczenia.

Eksperymenty z gibereliną wykazały, że związek ten wzmaga wyraźnie transpirację pomidorów, a w miarę trwania doświadczenia wpływ

jego stopniowo maleje. Dane te potwierdzają zatem obserwacje Sivadijana (1957) oraz Coulombe i Paquina (1959), którzy badali wpływ gibereliny na transpirację innych roślin i stosowali inne metody jej wprowadzania.

Fakt, że efekt, jaki wywiera tak auksyna jak i giberelina na proces transpiracji, trwa stosunkowo krótko i po pewnym czasie zanika, tłumaczyć można zapewne zaburzeniami w czynnościach fizjologicznych roślin wywołanych wprowadzeniem tych preparatów. Nie bez znaczenia jest niewątpliwie i to, że doświadczenia przeprowadzano na roślinach uciętych, pozbawionych korzeni, co również mogło wpłynąć na reakcję pomidorów pod wpływem substancji wzrostowych.

Wyniki uzyskane w tej pracy wskazują dalej na synergiczne oddziaływanie auksyny i gibereliny w procesie transpiracji. Zjawisko to ujawniło się jednak tylko wówczas, gdy oba preparaty stosowane oddzielnie wywoływały stymulację parowania. Godny podkreślenia jest fakt, że podobne współdziałanie obu tych związków stwierdzili Dure i Jensen (1957) w procesach pobierania wody.

W przypadku gdy auksyna nie wzmagała transpiracji, wprowadzona z gibereliną obniżała efekt jej działania. W późniejszej fazie doświadczenia nie stwierdzono istotnego współdziałania obu preparatów.

Natężenie transpiracji związane jest niewątpliwie ze stopniem rozwarcia szparek oddechowych. W pracy niniejszej nie ujawniono jednak żadnej korelacji pomiędzy działaniem stosowanych tu substancji wzrostowych na intensywność parowania, a wpływem ich na ruch szparek. Stopień rozwarcia tych szparek był jednakowy zarówno u roślin kontrolnych, jak i u doświadczalnych. Podobne wyniki uzyskali także inni badacze cytowani we wstępie.

Nasuwa się więc przypuszczenie, że zmiany w intensywności transpiracji, wywołane działaniem substancji wzrostowych, spowodowane są wpływem tych preparatów na transpirację kutikularną. Przypuszczenie to znajduje swoje uzasadnienie w wynikach pracy Sivadijana (1957), który wykazał, że giberelina wywołuje zwiększenie transpiracji kutikularnej u fasoli nie wpływając na transpirację szparkową.

Zmiany natężenia transpiracji, przy traktowaniu roślin auksynami, mogą być spowodowane wpływem tych substancji na szybkość przenikania wody z komórek do przestworów międzykomórkowych. Sacher (1959) wykazał bowiem, że NAA i IAA hamowały przenikanie wody i rozpuszczonych w niej związków organicznych i mineralnych z komórek liści do przestworów międzykomórkowych u *Rheo discolor* i *Mesembryantheum* sp. Podobne rezultaty uzyskał także Chromiński (1961) u pomidorów w przypadku zastosowania IAA. Giberelina nie wpływała na przenikliwość komórek liści.

Oczywiście uwzględnić należy fakt, że metoda określania stopnia rozwarcia szparek, stosowana w niniejszej pracy, nie daje możności ścisłego uchwycenia różnic mniejszych od 1 μ. Jak podaje Curtis i Clark (1950), szerokość szparki wielkości 1 μ jest około 3000 razy większa niż średnica cząsteczki wody. Nie ma więc pewności, czy stosowane tu substancje wzrostowe nie wywoływały jakichś drobnych nieuchwytnych zmian w szerokości rozwarcia szparek i nie wpływały w ten sposób na natężenie transpiracji.

STRESZCZENIE I WNIOSKI

Zbadano wpływ soli potasowej kwasu 1-naftylooctowego (KNAA), kwasu 3-indolilooctowego (IAA) i kwasu giberelinowego (GA) na intensywność transpiracji pomidorów odmiany „Karzełek Puławski". Natężenie parowania określano przy pomocy potometrów.

W doświadczeniach z KNAA preparat wprowadzano przez zanurzanie końców uciętych roślin w roztworze, na okres dwu godzin bezpośrednio przed umieszczeniem w potometrach. W pozostałych doświadczeniach ucięte rośliny wkładano do potometrów wypełnionych roztworem substancji wzrostowej. Roztwory te co drugi dzień zmieniano na świeże.

Ilość wyparowanej wody przeliczano na gram świeżej lub suchej masy na godzinę.

Zbadano także wpływ substancji wzrostowych na stopień rozwarcia szparek oddechowych, który określano metodą Lloyda.

Doświadczenia przeprowadzano na 8—10 roślinach w każdym wariancie, w powtórzeniu trzykrotnym. Wyniki poddano analizie statystycznej obliczając najmniejszą różnicę udowodnioną przy $P = 0.05$.

W wyniku doświadczeń stwierdzono:

1. Auksyna wzmagała intensywność parowania bezpośrednio po jej wprowadzeniu do rośliny, a następnie hamowała ten proces. Wpływ ten po pewnym czasie zanikał.

2. Giberelina wywoływała wzmożenie transpiracji pomidorów. Efekt ten jednak stopniowo malał.

3. Okres trwania stymulującego, czy też hamującego wpływu substancji wzrostowych zależał od warunków środowiska, wieku rośliny oraz metody ich wprowadzania.

4. Auksyna i giberelina wykazały synergizm w oddziaływaniu na proces transpiracji tylko wówczas, gdy oba preparaty stosowane oddzielnie wywoływały stymulację parowania. W przypadku gdy auksyna nie wzmagała transpiracji, wprowadzona z gibereliną obniżała efekt jej działania.

5. Stosowane substancje wzrostowe, mimo iż wywoływały istotne zmiany w natężeniu parowania, nie wpływały na stopień rozwarcia szparek oddechowych.

(Wpłynęło dn. 5.10.1960 r.)

Zakład Fizjologii Roślin
Uniwersytetu M. Kopernika
w Toruniu

SUMMARY

A study has been made of the effect of potassium salt of 1-naphtylacetic acid (KNAA), indoleacetic acid (IAA) and gibberillic acid (GA) on the intensity of transpiration of the „Karzełek Puławski" variety of tomatoes. The intensity of this process was measured in potometers.

In the expermients with KNAA the componud was introduced by immersing the cut ends of the plants in the solution for a length of two hours just before putting them into the potometers. In the remaining experiments the plants after cutting were placed in potometers filled with a solution of the growth substance. Every other day the potometers were refilled with fresh solutions.

The amount of evaporated water was calculated per 1 gram of fresh or dry weight per hour.

The effect has also been studied of the growth substances on the stomatal pore dimensions, which were determined by Lloyd's method.

The experiments were made in three replicates on 8—10 plants in each variant. The results were subjected to statistical analysis to find the least significant difference at $P = 0.05$.

The following conclusions were reached:

1. Auxin increased the intensity of transpiration directly after being introduced into the plant, but later inhibited this process. After some time all effect disappeared.

2. Gibberellin intensified transpiration in tomatoes. This effect gradually diminished.

3. The length of time of the stimulatory or inhibiting effect of the growth substance depended on environment conditions, on the age of the plant and on the method of introducing the substance.

4. Auxin and gibberellin showed synergism in affecting the transpiration process only in cases when each of them applied separately stimulated evaporation. In case auxin did not increase transpiration, introduced together with gibberellin it reduced the effect of gibberellin.

5. The growth substances applied, though they produced essential changes in transpiration intensity, did not affect the stomatal pore dimensions.

Department of Plant Physiology
Nicolaus Copernicus University
Toruń — Poland

LITERATURA

Amlong H. V., 1943. Über den Einfluss der Hormonisirung auf die Transpiration der Pflanze, Naturwiss. 3—4: 44.

Brandbury D., Ennis W., 1949, Effect of ammonium — 2.4-dichlorophenoxyacetate on stomatal behaviour, A. Journ. Bot. 36: 821.

Brian P. W., 1959, Effects of gibberellins on plant growth and development. Biol. Rev. 34 (1): 37.

Brown J., 1946, Effect of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid, the water relations, the accumulation and distribution of solid matter, and the respiration of bean plants, Bot. Gaz. 107: 332.

Chromiński A., Effect of plant growth regulators on membrane permeability of tomato leaf cells, Acta Soc. Bot. Pol. (w druku).

Coulombe L. J., Paquin R., 1959, Effects de l'acide gibberellique sur le metabolisme des plantes, Canad. Journ. Bot. 37 (5): 897.

Curtis D. F., Clark D. G., 1950, An introduction to plant physiology. McGraw-Hill Book Company, New York, Toronto, London.

Dure L. S., Jensen W. A., 1957, The influence of gibberellic acid and indoleacetic acid on cotton embryos cultured *in vitro*, Plant Physiol. Suppl.: 33.

Ferri M., Lex A., 1948, Stomatal behavior as influenced by treatment with β-naphotoxyacetic acid, Contrib. from Boyce Thomp. Inst. 15: 283.

Ferri M., Rachid M., 1949, Further information on the stomatal behaviour as influenced by treatment with hormon-like substances. Anais Acad. Bras. Cienc. 21: 155.

Johansen S., 1954, Effect of indole-acetic acid on stomata and photosynthesis. Physiol. Plant. 7: 531.

Kennedy W. K., Hesse W. H., Johanson C. M., 1954, The effect of herbicides on the drying rate of hay crops, Agron. Journ. 46 (5): 199.

Maciejewska-Potapczyk W., 1955, Wpływ 2,4-D na enzymy komórek szparkowych, Acta Soc. Bot. Pol. 24 (3): 639.

Michniewicz M., 1960, Wpływ auksyny i gibereliny na zawartość kwasu askorbinowego w okresie kiełkowania i wschodów pszenicy, Zeszyty Nauk., UMK 6:103.

Player M., 1950, Effect of some growth regulating substances on the transpiration of *Zea mays* and *Ricinus communis*, Plant Physiol. 25: 469.

Popow K., Diłow Ch., Petkow P., 1954, Za wlijaneto na 2.4-dichlorofenooksicentata kiselina (2,4—D) werchu transpiratijata i pr. pri kajsija i jabłka. Izw. Inst. rast. 2: 181. (Refer. Żurnał, 1956, 4: 101).

Sacher J. A., 1959, Studies on auxin-membrane permeability relations in fruit and leaf tissues, Plant. Physiol. 34 (4): 365.

Sivadijan J., 1957, L'angmentation de la transpiration cuticulaire sous l'influence du traitement glycérolé, Bull. Soc. bot. France, 104 (1—2): 40.

Tarłowski J., 1955, Nowa metoda jednoczesnego oznaczania transpiracji i absorpcji wody przez rośliny w kulturach wodnych, Acta Soc. Bot. Pol. 24 (4): 705.

Tonzig S., Trezzi F., 1954, Ricerche sulla fisiologia dell'acido ascorbico. VIII. Azione dell'acido indol-3-acetico e dell'acido ascorbico sull'assunzione e sulla perdita d'acqua da parte di tessuti vegetali, Atti Accad. naz. Lincei. Rend. Cl. sci. fis. mat. e natur., 16 (4): 434. (Refer. Żurnał, 1955, 19: 102).

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Organogeneza w tkance korzenia cykorii w zależności od obecności sacharozy i azotu w pożywce

Organogenesis in succory root tissues depending on the presence of nitrogen and saccharose

J. ROGOZIŃSKA

WSTĘP

Porównując wzrost eksplantatów, pochodzących z korzeni i bulw korzeniowych trzech roślin z rodziny *Compositae*, topinambura, salsefii i cykorii, Gautheret (1941) stwierdził, że zachowują się one w hodowli *in vitro* w różny sposób. Eksplantaty cykorii w odróżnieniu od pozostałych tworzą nie tylko obfite kalusy, ale równocześnie korzenie i ulistnione pędy. Dużą zdolność cykorii do tworzenia ulistnionych pędów i korzeni można zahamować stymulując równocześnie wzrost kalusów stosując odpowiednie stężenia heteroauksyn. Zahamowanie (Gautheret 1947) staje się widoczne począwszy od stężenia 10^{-8} do 10^{-7} kwasu naftalenooctowego i jest całkowite przy stężeniu 10^{-5}, a w przypadku kwasu indolylooctowego — przy stężeniu 10^{-4}. Szczególnie skutecznie hamuje powstawanie pączków kwas 2,4-dwuchlorofenoksyoctowy i naftoksyoctowy, a to przy stężeniu 10-krotnie słabszym niż kwas naftalenooctowy. Intensywność hamowania regeneracji pędów i korzeni zależy również od części eksplantatu, na który działa heteroauksyna. Całkowite zablokowanie powstawania pączków w eksplantatach, odwróconych i umieszczonych morfologicznie górną częścią korzenia w pożywce, zachodzi przy stężeniu 10^{-6} 2,4-D, podczas gdy w eksplantatach umieszczonych w pozycji normalnej następuje przy stężeniu 10-krotnie silniejszym. Przewodzenie heteroauksyn w tkankach odbywa się tu w kierunku liść → korzeń.

Poza heteroauksynami wpływ na organogenezę ma szereg innych substancji i czynników. Badania przeprowadzone przez Skooga (1944) na hodowanej tkance tytoniu wykazały, że można wpływać na powstawanie organów przez zmianę czynników zewnętrznych. Intensywne światło, wysoka temperatura i zestalona pożywka sprzyjają utrzymaniu hodowli w stanie nie zróżnicowanym. Natomiast słaba intensywność światła, stosunkowo niska temperatura i płynna pożywka sprzyjają tworze-

niu organów. Z dalszych doświadczeń Skooga (1950) przeprowadzonych na tkance i segmentach łodygi tytoniu oraz na segmentach korzenia chrzanu wynika, że o wzroście samej tkanki, jak i tworzeniu pączków, decyduje odpowiedni stosunek zasad purynowych do kwasu indolylooctowego oraz obecność innych substancji takich, jak np. sacharozy i fosforanów. Wpływ na wzrost oraz organogenezę wywierają wyżej wymienione substancje znajdujące się zarówno w pożywce, jak i w tkance. W swej pracy z roku 1954 Skoog podkreśla, że zarówno kwas indolylooctowy, jak i siarczan adeniny zwiększają wzrost segmentów łodygi tytoniu oraz wywołują tworzenie organów w tkankach poprzez wpływ na metabolizm kwasów nukleinowych. Dalej Skoog (1955) badał współzależność kwasu indolylooctowego i kwasów nukleinowych oraz wpływ tej współzależności na wzrost segmentów łodygi tytoniu oraz na morfogenezę. Zaznacza on również, że dodanie kwasu trójjodobenzoesowego zwiększa liczbę tworzonych liści.

Spośród badanych substancji rakotwórczych o-amino-azotoluen miał najsilniejsze właściwości hamowania zarówno wzrostu, jak i organogenezy tkanki korzenia cykorii (Rogozińska 1958).

Wydawało się interesujące porównanie zachowania się eksplantatów cykorii w hodowli *in vitro* na pożywce pełnej oraz pozbawionej źródła węgla lub azotu. Ciekawy również wydawał się skład azotowy eksplantatów oraz różnicujących się organów w obecności cukru i azotu jak i w głodowej przemianie materii.

MATERIAŁ I METODYKA

Materiał wyjściowy, otrzymany od doc. Kużdowicza z IHAR-u z Bydgoszczy, stanowiły korzenie cykorii diploidalnej odmiany „Polanowickiej" i tetraploidalnej odmiany „Fredonia C_2". Cykoria poliploidalna otrzymana była przez kolchicynowanie. Eksplantaty wyszczepiono na początku maja 1960 r. Termin ten podaję ze względu na sezonową zmienność zdolności regeneracji cykorii.

Celem otrzymania jednorodnych eksplantatów materiał do wyszczepień pierwotnych brano tylko z 1/3 górnej części korzenia mającego długość 18–23 cm. Po godzinnej sterylizacji korzeni 0,2% roztworem sublimatu i kilkakrotnym płukaniu sterylną wodą wycinano eksplantaty korkoborem o Ø 6 mm i krajano na odcinki o długości 10 mm. Eksplantat obejmował kambium oraz równe ilości łyka i drewna. Eksplantaty umieszczano w normalnej pozycji morfologicznej, zagłębiając je na około 3 mm w pożywce. Stosowano pożywkę Hellera zawierającą 3% sacharozy oraz 0,9% agaru. Ilość azotu w agarze wynosiła 0,26%. W pożywkach pozbawionych azotanu sodu bądź sacharozy zastępowano je dla zrównoważenia ciśnienia osmotycznego odpowiednią ilością chlorku so-

du. W chwili izolowania eksplantatów oraz po 2, 4 i 6 tygodniach inkubacji w temperaturze 24—27°C w ciągłym świetle jarzeniowym oznaczano świeżą i suchą masę oraz azot całkowity i rozpuszczalny eksplantatów po 6 tygodniach.

Celem szybkiego zabicia komórek i inaktywacji enzymów, eksplantaty umieszczano na 10 minut w temperaturze 80°C, po czym suszono do stałej wagi w temperaturze 60°C. Azot całkowity oznaczano metodą mikro-Kjeldahla podobnie jak w jednej z poprzednich prac (Rogozińska 1960). Azot rozpuszczalny natomiast oznaczano w supernatancie po strąceniu białek kwasem trójchlorooctowym (końcowe stężenie 4%) i odwirowaniu. Azot białkowy wyliczano z różnicy azotu całkowitego i rozpuszczalnego. Redukcji azotanów nie przeprowadzono i azot rozpuszczalny azotanów nie obejmuje.

Dane dotyczące diploidów stanowią średnią z 70 eksplantatów, natomiast tetraploidów średnią z 18 eksplantatów.

Błąd sredni średniej arytmetycznej eksplantatów wynosił 3,2%, natomiast poszczególnych oznaczeń 1,9%.

I. SKŁAD AZOTOWY CYKORII DI- I TETRAPLOIDALNEJ

Wstępne analizy korzeni cykorii wykazały większą zawartość azotu u cykorii tetraploidalnej. Bliższe dane o rozmieszczeniu form azotu w łyku, drewnie oraz w kambium wraz z sąsiadującymi z nim równymi ilościami łyka i drewna przedstawia tabela 1.

Podobnie Menoret (1957) w pracy przeprowadzonej na korzeniu marchwi stwierdził największą ilość azotu ogólnego w kambium, następnie w drewnie, a najmniejszą w łyku.

II. WZROST EKSPLANTATÓW CYKORII

Na wykresach (ryc. 1, 2) przedstawione są bliższe dane dotyczące eksplantatów w momencie założenia hodowli oraz po 2 tygodniach eksplantatów wraz z pędami, po upływie zaś 4 i 6 tygodni oddzielnie dla pędów i eksplantatów, z pominięciem korzeni, ponieważ występowały one sporadycznie.

Diploidy

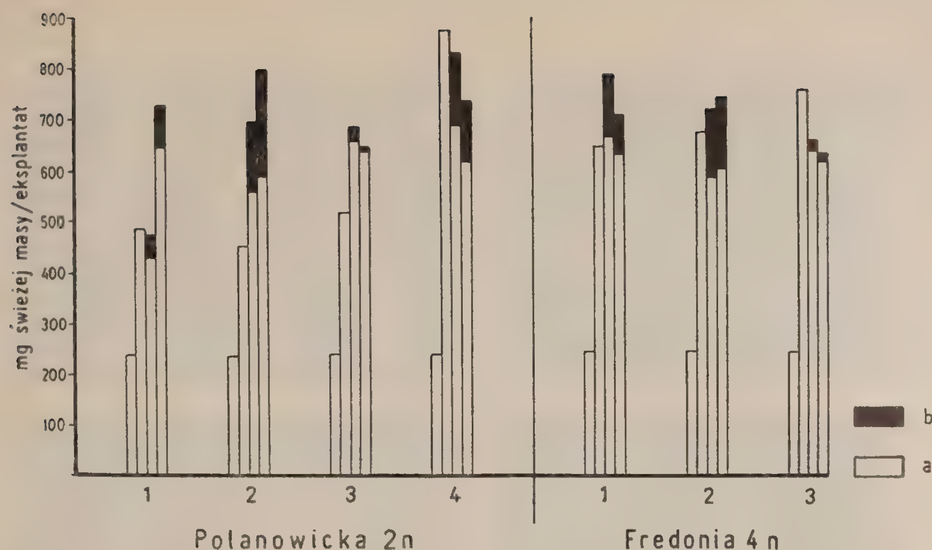
1. Na pożywce pozbawionej sacharozy i azotanu sodu.

W miarę upływu czasu eksplantaty wykazywały stały rozwój: kalusa, ulistnionych pędów i korzeni i stały przyrost świeżej masy. Po upły-

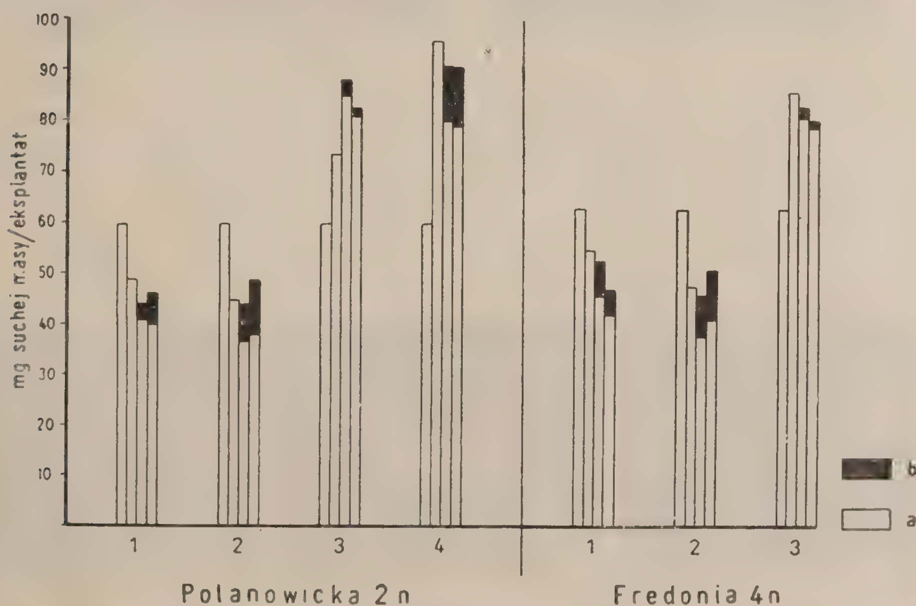
Tabela 1 — Table 1

Rozmieszczenie różnych form azotu w korzeniu diploidalnej i tetraploidalnej odmiany cykorii
The distribution of different forms of nitrogen in roots of diploid and tetraploid varieties of succory

Odmiana Variety	mg N całk,/1 g s. m mg N total/1 g dry weight			mg N rozp./1 g. s. m. mg N soluble/1 g dry weight					
	łyko phloem	łyko kambium drewno phloem cambium xylem	drewno xylem	łyko phloem	łyko kambium drewno phloem cambium xylem	drewno xylem	łyko phloem	łyko kambium drewno phloem cambium xylem	drewno xylem
„Polanowicka" var.	6,4	10,5	8,9	1,5	2,4	2,5	4,9	8,2	6,4
„Fredonia" var. 4n	8,3	15,2	10,8	1,7	3,7	1,8	6,6	11,5	9,0



Ryc. 1. Świeża masa eksplantatów po 1, 2, 4, 6 tygodniach hodowli na pożywkach: *1* — (—)sacharoza (—)$NaNO_3$; *2* — (—)sacharoza (+)NaNo$_3$; *3* — (+)sacharoza (—)$NaNO_3$; *4* — (+)sacharoza (+)$NaNO_3$; *a* — eksplantat + kalus; *b* — pędy
Wet weight of explants after 1, 2, 4, 6 weeks of cultivation on mediums: *1* — (—)saccharose (—)$NaNO_3$; *2* — (—)saccharose (+)$NaNO_3$; *3* — (+)saccharose (—)$NaNO_3$; *4* — (+) saccharose (+)$NaNO_3$; *a* — explantat + callus; *b* — shoots

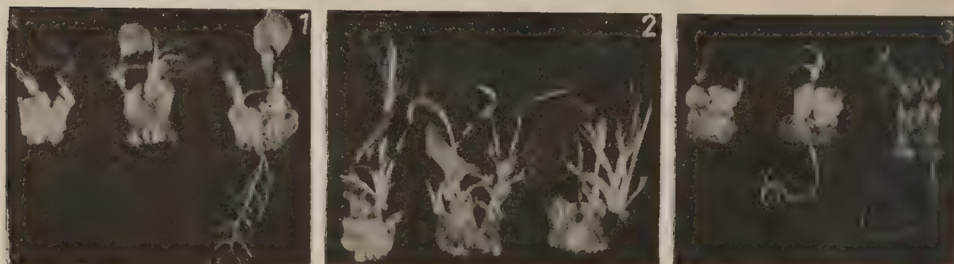


Ryc. 2. Sucha masa eksplantatów po 0, 2, 4, 6 tygodniach hodowli na pożywkach: *1* — (—)sacharoza (—)$NaNO_3$; *2* — (—)sacharoza (+)$NaNO_3$; *3* — (+)sacharoza (—)$NaNO_3$; *4* — (+)sacharoza (+)$NaNO_3$; *a* — eksplantat + kalus; *b* — pędy
Dry weight of explants after 0, 2, 4, 6 weeks of cultivation on mediums: *1* — (—)saccharose (—)$NaNO_3$; *2* — (—)saccharose (+)$NaNO_3$; *3* — (+)saccharose (—)$NaNO_3$; *4* — (+)saccharose (+)$NaNO_3$; *a* — explantat + callus; *b* — shoots



Ryc. 3. Eksplantaty cykorii odmiany „Polanowickiej" 2n po 6 tygodniach hodowli na pożywkach: *1* — (—)sacharoza (—)$NaNO_3$; *2* — (—)sacharoza (+)$NaNO_3$; *3* — (+)sacharoza (—)$NaNO_3$, *4* — (+)sacharoza (+)$NaNO_3$

Explants of succory var. „Polanowicka" 2n after 6 weeks of cultivation on mediums: *1* — (—)saccharose (—)$NaNO_3$; *2* — (—)saccharose (+)$NaNO_3$; *3* — (+)saccharose (—)$NaNO_3$; *4* — (+)saccharose (+)$NaNO_3$



Ryc. 4. Eksplantaty cykorii odmiany „Fredonia" 4n po 6 tygodniach hodowli na pożywkach: *1* — (—)sacharoza (—)$NaNO_3$; *2* — (—)sacharoza (+)$NaNO_3$; *3* — (+)sacharoza (—)$NaNO_3$; *4* — (+)sacharoza (+)$NaNO_3$

Explants of succory var. „Fredonia" 4n after 6 weeks of cultivation on mediums: *1* — (—)saccharose (—)$NaNO_3$; *2* — (—)saccharose (+)$NaNO_3$; *3* — (+)saccharose (—)$NaNO_3$; *4* — (+)saccharose (+)$NaNO_3$

wie 4 tygodni na wszystkich eksplantatach rozwinęły się liście, korzenie natomiast tylko na niektórych. Sucha masa eksplantatów wykazywała stałe zmniejszenie w stosunku do wagi wyjściowej.

2. Na pożywce pozbawionej sacharozy.

Wzrost eksplantatów na pożywce zawierającej azotan sodu był lepszy, szczególnie pędów, niż na pożywce pozbawionej zarówno sacharozy, jak i azotanu sodu: przyspieszone było tworzenie pędów, a nieco opóźnione korzeni.

3. Na pożywce pozbawionej azotanu sodu.

Rozwój eksplantatów na pożywce pozbawionej azotanu sodu wybitnie różnił się od rozwoju eksplantatów na 2 poprzednio wymienionych pożywkach. Różnice te objawiały się wybitnym zahamowaniem tworzenia pędów, a obfitym rozrostem kalusa. Drobne liście wykazywały chlorozę i niektóre usychały. W odróżnieniu od poprzednio wymienionych eksplantatów, obok zwiększenia świeżej masy, następował tu wzrost również i suchej masy. Część eksplantatu zanurzona w pożywce oraz krótkie grube korzenie były zbrunatniałe.

4. Na pożywce zawierającej azotan sodu i sacharozę.

Rozwój eksplantatów na pożywce pełnej był oczywiście najlepszy. Znacznie przyspieszone było różnicowanie pędów i korzeni. Na wszystkich poprzednio wymienionych pożywkach eksplantaty tworzyły korzenie po 6 tygodniach w 52—70%, natomiast na pożywce pełnej, począwszy już od 4 tygodni hodowli, wszystkie eksplantaty rozwijały obfite i długie korzenie.

Tetraploidy

1. Na pożywce pozbawionej azotanu sodu i sacharozy.

Eksplantaty wykazują nieco silniejszy wzrost, zwłaszcza pędów, niż diploidy na analogicznej pożywce. W głodowej przemianie materii cykorii tetraploidalnej również następuje zwiększenie masy świeżej, a zmniejszenie masy suchej.

Tabela 2 — Table 2

Rozwój pędów i korzeni odmian 2n i 4n na trzech pożywkach przedstawiony procentowo w porównaniu z ich rozwojem na pełnej pożywce
The development of shoots and roots of 2n and 4n varieties on 3 different media in comparison to the development on full medium

Odmiana Variety	Dni Time in dyas	— sacharoza — $NaNO_3$ — saccharose — $NaNO_3$		— sacharoza + $NaNO_3$ — saccharose + $NaNO_3$		+ sacharoza — $NaNO_3$ + saccharose — $NaNO_3$		+ sacharoza + $NaNO_3$ + saccharose + $NaNO_3$	
		% pędów % of shoots	% korzeni % of roots	% pędów % of shoots	% korzeni % of roots	% pędów % of shoots	% korzeni % of roots	% pędów % of shoots	% korzeni % of roots
„Polanowicka" var. 2n	14	50	27	77	7	37	19	87	27
	28	100	39	100	31	100	27	100	100
	42	100	52	100	56	100	70	100	100
„Fredonia" var. 4n	14	100	—	100	—	77	—		
	28	100	17	100	17	100	5		
	42	100	25	100	44	100	38		

Tabela 3 — Table 3

Procentowa ilość świeżej i suchej masy pędów i korzeni w mg w stosunku do świeżej i suchej masy eksplantatu

% of wet and dry weight of shoots and roots in mg/wet and dry weight of explant

Odmiana Variety	Dni Time in days	— sacharoza — $NaNO_3$ — saccharose — $NaNO_3$		— sacharoza + $NaNO_3$ — saccharose + $NaNO_3$		+ sacharoza — $NaNO_3$ + saccharose — $NaNO_3$		+ sacharoza + $NaNO_3$ + saccharose + $NaNO_3$	
		pędy shoots	korzenie roots	pędy shoots	korzenie roots	pędy shoots	korzenie roots	pędy shoots	korzenie roots
„Polanowicka" var. 2n świeża masa — wet weight	28	10,4	0,5	24,7	0,5	4,7	0,2	20,1	3,1
	42	8,5	0,3	35,5	0,5	1,6	0,8	19,9	2,7
sucha masa — dry weight	28	8,2	0,4	19,6	0,6	3,8	0,2	13,7	3,5
	42	10,5	0,4	29,1	0,4	2,2	1,2	14,7	4,3
„Fredonia" var. 4n świeża masa — wet weight	28	17,8	—	21,9	0,04	3,1	0,2		
	42	11,8	0,2	23,2	0,1	2,3	0,6		
sucha masa — dry weight	28	14,3	—	20,0	0,1	2,3	0,3		
	42	11,9	0,3	22,7	0,2	1,8	0,7		

2. Na pożywce pozbawionej sacharozy.

W porównaniu z eksplantatami hodowanymi na pożywce, pozbawionej zarówno azotanu sodu, jak i sacharozy, eksplantaty te charakteryzują się lepszym rozwojem liści. Poza tym wybitnych różnic w przyroście świeżej masy nie ma.

3. Na pożywce pozbawionej azotanu sodu.

Podobnie jak eksplantaty diploidów na analogicznej pożywce eksplantaty tetraploidów wykazują również wybitne zahamowanie różnicowania i rozwoju pędów i przyrost zarówno świeżej masy, jak i suchej.

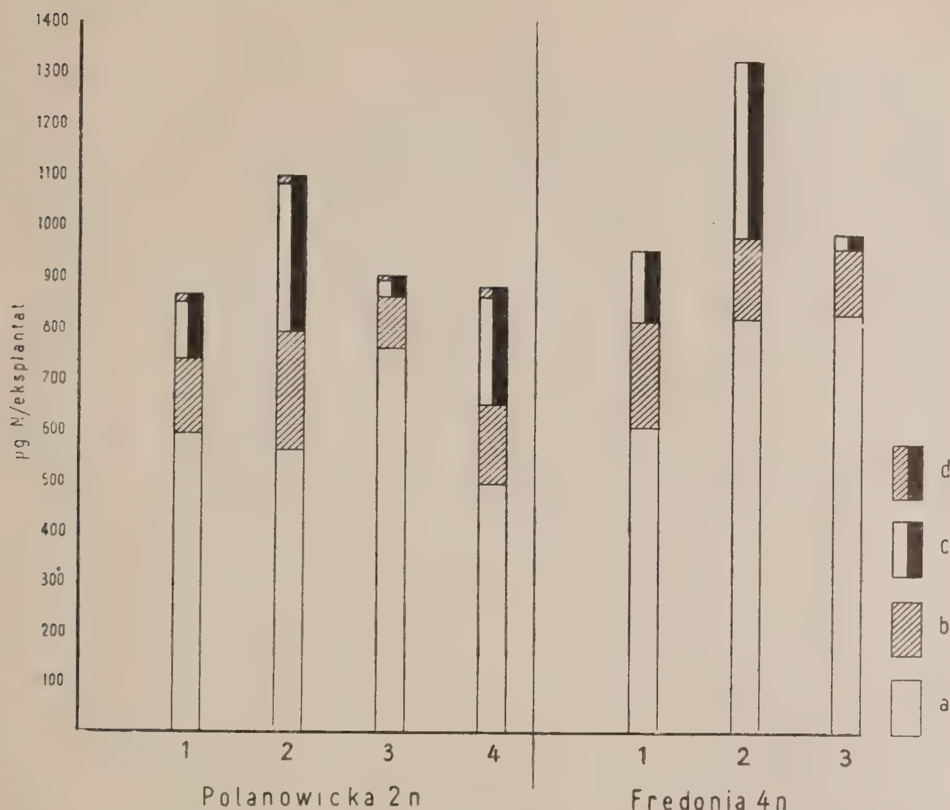
Bliższe dane o procentowym rozwoju ilości pędów i korzeni di- i tetraploidów jak i % świeżej i suchej masy pędów i korzeni w stosunku do masy eksplantatu na poszczególnych pożywkach, przedstawione są w tabelach 2 i 3.

III. ILOŚĆ AZOTU OGÓLNEGO, BIAŁKOWEGO I ROZPUSZCZALNEGO W EKSPLANTATACH JAK I PĘDACH PO 6-TYGODNIOWYM OKRESIE WZROSTU

Dane dotyczące azotu ogólnego, białkowego i rozpuszczalnego eksplantatów na poszczególnych pożywkach przedstawione są na rycinie 5. Ilość azotu ogólnego jak i białkowego w pędach największa jest u eksplantatów hodowanych na pożywce zawierającej azotan sodu, a pozbawionej sacharozy, najmniejsza natomiast w pędach eksplantatów hodowanych na pożywce zawierającej sacharozę, a pozbawionej azotanu sodu.

U tetraploidów natomiast ilość azotu ogólnego, jak i białkowego, jest najmniejsza u eksplantatów hodowanych na pożywce pozbawionej zarówno azotanu sodu, jak i sacharozy, natomiast u eksplantatów na pozostałych pożywkach utrzymuje się mniej więcej na tym samym poziomie. Podobnie jak u diploidów największą ilość azotu ogólnego stwierdzono w pędach eksplantatów hodowanych na pożywce zawierającej azotan sodu, a pozbawionej sacharozy, najmniejszą zaś w pędach eksplantatów hodowanych na pożywce zawierającej sacharozę, a pozbawionej azotanu sodu. Ze względu na ograniczoną ilość materiału, w pędach tetraploidów oznaczano tylko azot całkowity.

Ilość azotu białkowego i ogólnego u eksplantatów odmiany tetraploidalnej, począwszy od wartości wyjściowej, po 6-tygodniowym okre-



Ryc. 5. Azot całkowity, białkowy i rozpuszczalny w eksplantatach po 6 tygodniach hodowli na pożywkach: *1* — (—)sacharoza (—)$NaNO_3$; *2* — (—)sacharoza (+)$NaNO_3$; *3* — (+)sacharoza (—)$NaNO_3$; *4* — (+)sacharoza (+)$NaNO_3$; *a* — N białkowy eksplantatów wraz z kalusem; *b* — N rozpuszczalny eksplantatów wraz z kalusem; *c* — N całkowity pędów; *d* — N rozpuszczalny pędów

Total, protein and soluble nitrogen in explants after 6 weeks of cultivation on mediums: *1* — (—)saccharose (—)$NaNO_3$; *2* — (—)saccharose (+)$NaNO_3$; *3* — (+)saccharose (—)$NaNO_3$; *4* — (+)saccharose (+)$NaNO_3$; *a* — protein N of explants with calluses; *b* — soluble N of explants with calluses; *c* — total N of shoots; *d* — soluble N of shoots

sie wzrostu na analogicznych pożywkach, była również wyższa niż u odmiany diploidalnej.

Powyższe dane, obejmujące masę wyjściową eksplantatu i rozwinięty w trakcie hodowli kalus, stanowią, jak zaznaczono na wstępie, średnią z 70 eksplantatów u diploidów, zaś u tetraploidów średnią z 18 eksplantatów. Oddzielnych analiz zawartości azotu w pojedynczych eksplantatach nie przeprowadzono.

STRESZCZENIE WYNIKÓW

Rezultaty otrzymane w niniejszej pracy, przeprowadzonej na izolowanych fragmentach tkanki cykorii (odmiany „Polanowickiej" 2n i odmiany „Fredonia C_2" 4n), rośliny mającej olbrzymie możliwości regeneracyjne, wskazują, że na proces organogenezy wywiera duży wpływ odżywianie azotowe i cukrowcowe. Wyłączenie z pożywki zarówno sacharozy, jak i azotanu sodu objawia się zahamowaniem organogenezy zarówno pędów, jak i korzeni. Obecność azotanu sodu wpływa wybitnie dodatnio na powstawanie i rozwój pędów, przewyższając trzykrotnie suchą masę eksplantatów hodowanych na pożywce pozbawionej zarówno azotanu sodu, jak i sacharozy, przy czym sucha masa korzeni utrzymuje się na tym samym poziomie. Bardzo ciekawie objawia się wpływ sacharozy przy braku azotanu sodu w pożywce. Wybitnie zahamowana jest organogeneza pędów, stanowiąc 1/5 masy pędów w głodowej przemianie materii, natomiast procentowa ilość korzeni, wynosząca u eksplantatów na dwu poprzednich pożywkach 52—56%, wzrasta do 70%, a sucha masa korzeni zwiększa się trzykrotnie. Na pożywce pełnej rozwój eksplantatów i stosunek masy pędów do korzeni znacznie wzrasta. Korzenie rozwijają się począwszy już od 4 tygodnia hodowli na wszystkich eksplantatach.

Świeża masa eksplantatów wzrasta na wszystkich pożywkach. Sucha masa natomiast wzrasta tylko na pożywce zawierającej sacharozę oraz sacharozę i azotan sodu, maleje zaś u eksplantatów hodowanych na pożywce pozbawionej sacharozy lub sacharozy i azotanu sodu.

Tetraploidy, stanowiące w niniejszej pracy materiał mniej liczny, wykazują zupełną analogię w rozwoju na poszczególnych pożywkach.

Charakterystycznych różnic, objawiających się zazwyczaj w większej masie wegetatywnej poliploidów, nie stwierdzono.

Jak wynika z doświadczeń polowych, przeprowadzonych przez Łachowską (w druku) plon korzeni odmiany „Polanowickiej" jest większy i wynosi 181,6 q/ha, natomiast tetraploidalnej odmiany „Fredonii" 82,4 q/ha. Również plon liści jest prawie dwukrotnie większy. Procent inuliny natomiast w obu odmianach jest prawie równy.

Jak wynika z doświadczeń przeprowadzonych w niniejszej pracy, ilość azotu tak ogólnego jak i białkowego eksplantatów odmiany tetraploidalnej, począwszy od wartości wyjściowej, na poszczególnych pożywkach jest większa niż odmiany diploidalnej, co jest zgodne z badaniami przeprowadzonymi na innych roślinach rolniczo użytkowych.

(Wpłynęło: 3.6.1960 r.)

Zakład Fizjologii Roślin
Uniwersytetu w Poznaniu

SUMMARY

G a u t h e r e t's experiments (1941, 1947) made on explants taken from roots and root bulbs of three plants of the *Compositae* family showed that the succory explants differed widely from the explants of Jerusalem artichoke and salsify. The explants of succory developed not only calluses but also stems with leaves and roots. It is possible to inhibit the great capacity of succory for producing shoots and rocts by applying heteroauxins and to stimulate simultaneously the growth of calluses.

Besides heteroauxins many other substances and factors exercise an influence upon organogenesis (S k o o g 1944, 1950, 1953, 1955).

Among the examined carcinogenic substances o-aminoazotoluene had the greatest capacity to inhibit growth and organogenesis of the tissues of succory roots (R o g o z i ń s k a, 1958).

The aim of the present paper is to compare the succory explants (diploid variety Polanowicka and tetraploid variety „Fredonia C_2") in cultures in vitro on a complete medium, with those devoid of sources of carbon and nitrogen. It was also investigated the amount of nitrogen (total N, protein N, soluble N) of the explants and of the developing organs after 6 weeks of cultivation in the presence of sugar and nitrogen as well as without these components.

To obtain homogenous explants they were excised with a cork borer of 6 mm in diameter from 1/3 of the morphologically upper part of the root and cut into 10 mm long pieces. The explants contained cambium and equal parts of phloem and xylem. Heller's medium comprised 3% saccharose and 0,9% agar-agar. In media devoid of sodium nitrate or saccharose they were substituted by sodium chloride to equal the osmotic pressure. At the time of isolation and after 2, 4 and 6 weeks of incubation at temperatures of 24—27°C in continuous fluorescent light, the wet and dry weights of the explants were estimated. Total nitrogen and soluble nitrogen were determined by the micro-Kjeldahl method using a selen catalyser, after 6 weeks. Soluble nitrogen was determined in the supernatant after the precipitation of proteins with trichloracetic acid (final concentration 4%) and after centrifugation.

The results obtained indicate that nitrogen and sugar nourishment have a great influence upon organogenesis. The absence of saccharose and sodium nitrate in the medium inhibits the growth of shoots and roots. On the medium with sodium nitrate the explants grow much better, and after 6 weeks the dry mass of their shoots exceed three times the mass of shoots of the explants cultivated on a starvation medium. The dry mass of the roots of the explants on both these media is on the same level. In the presence of saccharose and a lack of sodium nitrate the shoot organogenesis is prominently inhibited so that the dry mass of these shoots is only 1/5 of those that grow on the starvation medium. On both previously mentioned media the number of roots is 52—56% while on the medium with saccharose but without sodium nitrate it increases to 70%, and as regards the dry mass it increases three times more.

On the medium that contains both saccharose and sodium nitrate the roots of all the explants developed after four weeks. The dry mass of the shoots of the explants on this medium decreases only to half the dry mass of the shoot of explants cultivated on the medium with sodium nitrate but without saccharose.

The growth of tetraploids on different media is analogous.

The characteristic differences usually appering in greater vegetative masses of the whole tetraploid plants were not confirmed (The detailed values corresponding

to the wet and dry weight of explants with calluses and shoots are represented in the diagrams).

The field experiments carried out by Łachowska (in press) on different varieties of succory proved that the yield of the roots and leaves of the „Polanowicka" variety is more than twice that of the tetraploid variety Fredonia. According to her investigations the percentage of inuline in both varietes is almost the same.

The amount of total nitrogen and protein nitrogen in the initial mass of the tetraploid explants is greater than in that of the diploids and it is greater too after 6 weeks of cultivation on different media; this is in accordance with investigations made on other cultivated plants.

LITERATURA

Gautheret R. J., 1941, Sur repiquage des cultures de tissus d'Endive, de Salsifis et de Topinambour. Comptes Rendus Ac. Sc. 213: 317—318.

Gautheret R. J., 1947, Action des acides 2,4-dichlorophénoxyacétique et naphtoxyacétique sur le développement de fragments de tissus de Carotte et d'Endive cultivés *in vitro*. Comptes Rendus Soc. Biol. 141: 475 — 477.

Łachowska H., W druku, Wartość użytkowa cykorii poliploidalnej, Biul. IHAR.

Menoret Y., 1957, Les acides aminés libres de la racine de Carotte et leur évolution au cours de la culture des tissus *in vitro*, Comptes Rendus Ac. Sc. 244: 488 — 499.

Rogozińska J., 1958, Analiza wpływu substancji rakotwórczych na strukturę i biochemizm tkanek roślinnych hodowanych *in vitro*, Acta Soc. Bot. Pol. 27: 429 — 462.

Rogozińska J., 1960, Zmienność frakcji azotowych w izolowanych zarodkach *Lupinus mutabilis* Sweet, Acta Soc. Bot. Pol. w druku.

Skoog F., 1944, Growth and organ formation in tobacco tissue cultures, Am. Jour. Bot. 31: 19 — 24.

Skoog F., 1950, Chemical control of growth and organ formation in plant tissues, Ann. Biol. 26: 545 — 562.

Skoog F., Miller C., 1953, Chemical control of bud formation in tobacco stem segments, Am. Jour. Bot. 40: 768 — 773.

Skoog F., 1955, Growth factors, polarity and morphogenesis. Ann. Biol. 31: 1—13.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXX — Nr 1
1961

Roślinność dróg leśnych w Białowieskim Parku Narodowym

Végétation des chemins forestiers du Parc National de Białowieża (Pologne)

J. B. FALIŃSKI

WSTĘP

Szata roślinna Puszczy Białowieskiej znajduje się pod wpływem działalności człowieka od niepamiętnych czasów. Wpływy te sięgają okresu neolitu, z których to czasów pochodzą pierwsze ślady osadnictwa w Puszczy Białowieskiej (Z. Szmit 1923). Jednak intensywna działalność gospodarcza człowieka datuje się stosunkowo niedawno, tj. od drugiej połowy XIX wieku. Chodzi tu o wytyczenie w terenie podziału przestrzennego, wzrost wypasania bydła, nadmierną hodowlę zwierzyny łownej, zwiększony wyrąb drewna, pożary, a przede wszystkim budowę szos i innych dróg oraz przeprowadzenie linii kolejowej Hajnówka — Białowieża i Hajnówka — Cisówka, później licznych torów kolejki leśnej oraz założenie składnic drewna.

Na rolę tych czynników w zniekształcaniu pierwotnej szaty roślinnej Puszczy Białowieskiej zwracali uwagę T. Wiśniewski (1923), J. Paczoski (1930), A. Matuszkiewicz (1955) i inni.

J. Paczoski (1930) podaje opis wprowadzonych zmian, najczęściej w postaci listy florystycznej dla danego obiektu terenowego, niestety nie zawsze kompletnej. Dla Białowieskiego Parku Narodowego istnieje szczegółowy inwentarz śladów działalności ludzkiej opracowany przez R. Zarębę (1958).

W wieku XIX dokonano podziału Puszczy Białowieskiej na ponad dziewięćset oddziałów w postaci kwadratów o boku 1 wiorsty (1066,8 m). Linie oddziałowe biegną południkowo i równoleżnikowo. Później podzielono dotychczasowy oddział na cztery części, liniami na krzyż (Romanow M. 1929). W ten sposób olbrzymi masyw leśny (około 1250 km^2), z wyjątkiem istniejącego już wtedy Białowieskiego Parku Narodowego, rozpadł się na 25-hektarowe kwadraty. Oddziały i ich części są zazwyczaj odgraniczone liniami o szerokości ok. 2 m, co stwarza już olbrzymią ilość dróg, nie licząc dróg dawnych i nowszych, które często przecinają oddziały w różnych kierunkach.

Stopień używalności tych dróg jest różny, najmniejszy na obszarze Białowieskiego Parku Narodowego.

Drogi są w różnym stopniu porośnięte roślinnością, która osiedla się przede wszystkim na ich peryferiach, często między koleinami, a niekiedy nawet na całej powierzchni.

Roślinność tych dróg leśnych ma wiele cech roślinności synantropijnej w ogóle, a ruderalnej w szczególności:

1) bytuje na zniekształconych przez człowieka siedliskach,

2) rozwija się i rozprzestrzenia pod wpływem działalności człowieka,

3) nosi ślady działalności człowieka w postaci mechanicznych uszkodzeń pędów,

4) egzystuje mimo działania czynników mechanicznych (ujeżdżanie, deptanie, przycinanie),

5) znosi jednostronne nawożenie azotowe,

6) ma wybitne zdolności ekspansji skierowanej na odsłonięte powierzchnie,

7) jest różnorodna pod względem swojego pochodzenia,

8) stanowi konglomerat najróżniejszych elementów ekologicznych, od skrajnych kserofitów po higrofity, które występują w niewielkiej od siebie odległości, wykorzystując wielkie zróżnicowanie mikroreliefu dróg.

W tworzeniu zbiorowisk roślinnych na drogach pospołu z roślinami wyższymi (naczyniowymi) biorą udział rośliny niższe, a zwłaszcza mszaki, rzadziej porosty naziemne. Dlatego traktowanie zbiorowisk synantropijnych jako zbiorowisk utworzonych wyłącznie przez rośliny wyższe, jak to czyni M. Czyrsznicówna (1929), jest nieporozumieniem.

I. MATERIAŁ I METODA

W niniejszej pracy wybór padł na drogi przechodzące przez ścisły rezerwat przyrody Białowieskiego Parku Narodowego z następujących względów:

1) z powodu niezbyt wysokiego stopnia używalności drogi te mają znaczną część swej powierzchni pokrytą przez roślinność,

2) ponieważ tylko ta część Puszczy Białowieskiej ma pełne opracowanie fitosocjologiczne zespołów leśnych (Matuszkiewicz W. 1952) oraz mapę fitosocjologiczną (Matuszkiewicz A., Matuszkiewicz W. 1954), co umożliwiło odpowiednie wyznaczenie powierzchni próbnych i wyświetlenie roli sąsiadujących zespołów w kształtowaniu roślinności dróg.

Pierwsze spostrzeżenia na temat roślinności dróg poczyniono w czerwcu i lipcu, a zasadnicze prace wykonano w sierpniu i wrześniu 1959 r.

Zasadnicze badania przeprowadzono na powierzchniach próbnych, wyznaczonych na drogach, które przebiegają przez fitocenozy różnych

zespołów leśnych. Każda powierzchnia w kształcie prostokąta o bokach 5 m (szerokość drogi łącznie ze zboczami) i 20 m (wzdłuż drogi) obejmowała całą roślinność drogi na danym odcinku. Starano się przy tym uzyskać powierzchnie możliwie jednorodne i w tym celu pomijano np. liczne płytkie zagłębienia podtapiane okresowo, o ile nie zajmowały one całej powierzchni próby.

Ogółem założono 27 powierzchni próbnych, przeważnie w nawiązaniu do istniejącej sieci poligonowej, w tym na drogach przebiegających przez fitocenozy zespołów:

Carici elongatae-Alnetum: 5
Circaeo-Alnetum: 5
Querco-Carpinetum: 5
Pino-Quercetum: 5
Pineto-Vaccinietum myrtilli: 5
Pineto-Vaccinietum uliginosi: 2

Wyznaczenie powierzchni próbnych na drogach przechodzących przez fitocenozy innych zespołów było niemożliwe. W każdym razie uwzględniono roślinność dróg przechodzących przez fitocenozy najpospolitszych zespołów leśnych BPN. Przebieg dróg oraz rozmieszczenie powierzchni próbnych przedstawia mapa (ryc. 1).

Na powierzchniach próbnych sporządzono listy gatunków, waloryzując je stopniami ilościowości i towarzyskości (5-stopniowe skale), oddzielnie dla części jezdnej drogi (*a*) i zboczy drogi (*b*). Materiały te zestawione w tabelach posłużyły do analizy.

Analizę roślinności przeprowadzono wpierw dla dróg przechodzących przez fitocenozy poszczególnych zespołów leśnych, a następnie dla roślinności wszystkich dróg łącznie. Opracowano więc spektra biologiczne według Raunkiaera i porównywano je ze spektrami opracowanymi dla sąsiadujących zespołów przez W. Matuszkiewicza (1952).

Stopień podobieństwa florystycznego między roślinnością dróg a roślinnością sąsiadujących zespołów określano stosunkiem gatunków wspólnych do ogółu gatunków notowanych w grupie dróg.

Zasadnicza analiza roślinności porastającej drogi przeprowadzona jest pod kątem jej pochodzenia. Zastosowano z dawna przyjęty przy analizie flory synantropijnej podział na gatunki miejscowe (*Apophyta*) i obce (*Antropophyta* — Hellwig 1886, Thelung 1915, Savulescu 1927, Krawiecowa 1951, Nowiński 1955, Kornaś 1959, Kornaś, Leśniewska, Skrzywanek 1959 itd.). Szczegóły podziału zastosowanego w niniejszej pracy przedstawiają się następująco:

A. *Apophyta* — „rośliny krajowego pochodzenia, dawniej lub także dzisiaj użytkowane, a następnie powtórnie dziczejące lub dzikie, korzystające z nowych siedlisk stworzonych przez człowieka" (Krawiecowa

1951, p. 8). W naszym przypadku mamy do czynienia tylko z roślinami dzikimi, które korzystają z nowych siedlisk (spontaniczne *Apophyta*, które krótko zwał będę *Apophyta*).

Pochodzenie apofitów określam wyłącznie na podstawie ich lokalnego występowania, opierając się na pracy W. Matuszkiewicza (1952),



Ryc. 1. Rozmieszczenie powierzchni próbnych oraz niektórych gatunków synantropijnych na drogach w Białowieskim Parku Narodowym
Localisation des surfaces choises pour l'étude et localisation de quelques espèces synantropiques du Parc National de Białowieża

wyjątkowo także J. Paczoskiego (1930), a w przypadku mchów na zielniku S. Lisowskiego (1958). Apofity dzielę na:

a. Grupę gatunków występujących na swoich naturalnych siedliskach w zespołach leśnych BPN (apofity zespołów leśnych sensu stricto). W grupie tej dalej wyróżniam apofity poszczególnych zespołów. np.

Circaeo-Alnetum, Pino-Quercetum itd. według tego, w jakim zespole dany gatunek osiąga maksimum stałości (tylko według W. Matuszkiewicza 1952). Przykład: *Viola silvestris* na obszarze BPN występuje w zespołach: *Circaeo-Alnetum, Querco-Carpinetum, Pino-Quercetum, Pineto-Vaccinietum myrtilli* i *Querco-Piceetum*. Ponieważ maksimum stałości osiąga według W. Matuszkiewicza (1952) w zespole *Querco-Carpinetum*, uważam ten gatunek za apofit tego zespołu. W przypadku gatunków szeroko rozpowszechnionych osiągających w różnych zespołach ten sam stopień stałości, decydowały przeciętne stopnie pokrycia, żywotność gatunku itp. Tutaj zaliczam również gatunki o nieokreślonym pochodzeniu, które w zespołach leśnych BPN trafiają się wyjątkowo i być może dostały się do nich za pośrednictwem dróg *(Pulsatilla patens, Nardus stricta, Hieracium pilosella* i inne) i gatunki powszechne (*Picea excelsa).*

b. Apofity zespołów nieleśnych i inne gatunki nienotowane w zespołach leśnych BPN.

B. *Antropophyta* — gatunki obcego pochodzenia, rozpowszechnione przez człowieka.

W niniejszej pracy używam nazw gatunkowych według klucza W. Szafera, S. Kulczyńskiego, B. Pawłowskiego (1953).

Za cenne uwagi i wskazówki udzielone mi w trakcie redagowania tej pracy dziękuję Panu Profesorowi Drowi Władysławowi Matuszkiewiczowi.

Oznaczenia roślin niższych dokonali dr S. Lisowski (mchy), doc. dr W. Szweykowski (wątrobowce) i dr Z. Tobolewski (porosty), którym na tym miejscu składam podziękowania.

II. DROGI JAKO SIEDLISKA

W. Matuszkiewicz (1952) opisał z Białowieskiego Parku Narodowego następujące zespoły (w nawiasach podano nazwy użyte przez tego autora, obecnie traktowane jako synonimy):

torfowisko wysokie — *Sphagnetum medii pinetosum* Mat. 1951,

łozowisko — *Salici-Franguletum* (Malc. 1929) Tx. 1937,

ols — *Carici elongatae — Alnetum* Koch 1926 (*Alnetum glutinosae typicum* Meijer Drees 1936),

łęg — *Circaeo-Alnetum* Oberd. 1953 *(Fraxineto-Alnetum* Mat. 1951),

grąd — *Querco-Carpinetum medioeuropaeum* Tx. 1936,

bór mieszany — *Pino-Quercetum* Kozłowska 1925 *(Querceto--Betuletum serratuletosum* Mat. 1951).

bór mieszany niski — *Querco-Piceetum* Mat. 1955 (*Querceto-Betuletum lycopodietosum* Mat. 1951),

bór świeży — *Pineto-Vaccinietum myrtilli* (Kobendza 1930), Br.-Bl., Vlieg. 1939,

bór bagienny — *Pineto-Vaccinietum uliginosi* Kobendza 1930 (*Betuletum pubescentis ledetosum* (Libb. 1938 Tx. 1937).

Zbiorowiska leśne są lokalnie zniekształcone przez przecinające je drogi i linie oddziałowe (dukty). W rezerwacie jest ponad 32 km bieżące dróg jezdnych. Pewne wyobrażenie o stopniu zniekształcenia zbiorowisk leśnych przez drogi daje wskaźnik ich zagęszczenia (ilość km bieżących na 1000 ha powierzchni). Dla całego Białowieskiego Parku Narodowego wynosi około 7,5 km/1000 ha. Dla poszczególnych zespołów:

Carici elongatae-Alnetum	3,5 km/1000 ha
Circaeo-Alnetum	4,1 km/1000 ha
Querco-Carpinetum	7,5 km/1000 ha
Pino-Quercetum	12,4 km/1000 ha
Pineto-Vaccinietum myrtilli	12,6 km/1000 ha
Pineto-Vaccinietum uliginosi	5,6 km/1000 ha

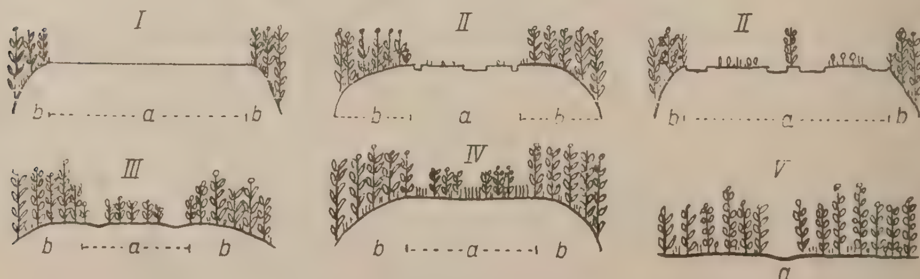
Najdalej idące zmiany w siedlisku i roślinności nastąpiły w tych miejscach, gdzie drogi przeprowadzono po specjalnie na ten cel usypanych groblach. Groble są zazwyczaj oddzielone od lasu rowami.

Na każdej drodze dają się z reguły wyróżnić przynajmniej dwie części:

a. część jezdna (właściwa droga o szer. ok. 2 m),

b. zbocze drogi.

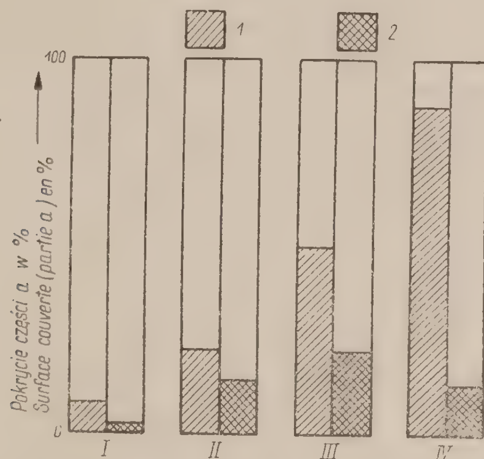
Najczęściej droga biegnie środkiem grobli, wówczas zbocza jej są jednakowej szerokości i mają podobną roślinność. Niekiedy cała grobla jest porozjeżdżana (fragmenty drogi dyrekcyjnej), a roślinność grupuje się między koleinami.



Ryc. 2. Profile dróg o różnym stopniu używalności
Profils des chemins à différent degré de la disponibilité

Stopień używalności poszczególnych dróg jest różny i w zasadzie uzależniony od częstotliwości użycia, rodzaju podłoża, sąsiadujących zespołów. W pracy niniejszej każdorazowo określam stopień używalności drogi w następującej skali, która, zdaje się, wyczerpuje wszystkie możliwości:

I. Droga zajmuje prawie całą groblę, jest starannie utrzymana (posypywana żwirem), oczyszczana z kłód drzewa, jest dostępna o każdej



Ryc. 3. Zależność między stopniem używalności drogi a pokryciem drogi przez roślinność: I, II, III, IV — stopnie używalności drogi; *1* — warstwa zielna; *2* — warstwa mchów

Dépendence du degré de disponibilité du chemin et le recouvrement du chemin par la végétation: I, II, III, IV: degré de la disponibilité du chemin; *1* — strate herbacée; *2* — strate de mousses

porze roku dla wozów, rowerów i większych grup pieszych. Roślinność pojawia się na peryferiach właściwej drogi. Przykład: droga pałacowa w południowej części.

II. Droga o szerokości ok. 2 m, oczyszczana z kłód drzewa, ze śladami kolein i ścieżką rowerową, między którymi pojawia się niska i słabo zwarta pokrywa roślinna. Dostępna dla wozów, rowerów i pieszych. Przykłady: droga sierganowska, droga masiewska, droga dyrekcyjna.

III. Droga o szerokości ok. 2 m, ze słabymi śladami kolein, a wyraźną ścieżką rowerową, obficie porośnięta roślinnością. Przykład: droga sierganowska w północnej części.

IV. Droga słabo zaznaczona, brak kolein, a miejsca ujeżdżane wyróżniają się niższą roślinnością. Droga jest rzadko kiedy oczyszczana z kłód drzewa. Przykład: droga orłowska.

V. Ścieżka rowerowa o szerokości do 0,5 m, ma glebę odsłoniętą. Przykład: droga niedźwiedziowska.

Profile dróg o różnym stopniu używalności oraz zależność między stopniem używalności a pokryciem drogi przez roślinność ilustrują rysunki (ryc. 2 i 3).

Konieczność wyróżniania części jezdnej i zboczy drogi jest uzasadniona odmiennymi stosunkami siedliskowymi. Część jezdna podlega ciągłemu kształtowaniu przez czynniki mechaniczne. Przemieszczanie grudek ziemi, powstawanie lokalnych zagłębień, w których gromadzi się woda i kolein, którymi niekiedy płynie — to stałe procesy uniemożliwiające pełne pokrycie drogi przez roślinność. Nieosłonięta powierzchnia części jezdnej ulega łatwo przemywaniu, dlatego mimo dodatkowego działania takiego czynnika chemicznego, jak nawożenie (nawóz koński), proces bielicowania jest posunięty daleko i siedlisko jest mniej żyzne niż na zboczach drogi.

Zbocza drogi są wprawdzie mniej narażone na działanie czynników mechanicznych, ale normalnej roślinności leśnej nie mają. Pozostaje to w związku z sąsiedztwem samej drogi z jednej strony i rowu z drugiej.

Zbocza drogi w stosunku do części jezdnej wykazują z reguły pewne zakwaszenie gleby w warstwach powierzchniowych. Największe różnice pod tym względem zaobserwowano na drogach wilgotnych, położonych na wysokich groblach, tj. przechodzących przez zespoły *Carici elongatae-Alnetum* i *Circaeo-Alnetum*. Szczegółowe dane na ten temat zestawiono w odpowiednich tabelach zdjęciowych (1, 4, 7, 10, 13, i 16).

III. ROŚLINNOŚĆ DRÓG NA TLE FITOCENOZ SĄSIADUJĄCYCH ZESPOŁÓW

1. Roślinność dróg przechodzących przez ols

Carici elongatae-Alnetum

Wszystkie drogi przechodzące przez zespół *Carici elongatae-Alnetum* wytyczono z powodu bagnistości terenu na groblach, wyniesionych ponad poziom dna lasu o 0,5 do 1 m. Dlatego stosunki panujące na drogach daleko odbiegają od stosunków panujących w sąsiadującym zespole. Pogląd na roślinność tych dróg daje tabela 1 *.

Na drogach przechodzących przez fitocenozy *Carici elongatae-Alnetum* zanotowałem ogółem 106 gatunków, w tym tylko 29, czyli 27,4% takich, które występują w tym zespole. W tej liczbie jest 15 miejscowych apofi-

* Wszystkie tablice do artykułu Falińskiego umieszczono na końcu książki.

ów, tj. gatunków, które osiągają maksimum stałości w zespole *Carici elongatae-Alnetum*. Jak wynika z poniższego zestawienia (tab. 2) dominują tu gatunki mezofilne, tj. apofity *Querco-Carpinetum* i bardziej jeszcze suchszych zespołów. Pozostaje to w bezpośrednim związku z położeniem drogi, która z powodu wyniesienia jest suchsza niż fitocenozy, przez które przechodzi.

Spektrum biologiczne według Raunkiaera (tab. 2) wykazuje przewagę hemikryptofitów, których jest więcej niż połowa ogólnej liczby gatunków. W stosunku do zespołu sąsiadującego zauważamy pewne zmniejszenie liczby hemikryptofitów i fanerofitów. Istotna jest za to przewaga na drogach geofitów, a zwłaszcza terofitów i bryochamefitów.

Roślinność obu części drogi jest odmienna, a przejawia się to między innymi obecnością 14 gatunków, które są właściwe tylko dla części jezdnej. Są to przede wszystkim apofity zespołów nieleśnych. Natomiast liczne apofity *Querco-Carpinetum* osiedlają się wyłącznie na zboczach drogi.

2. Roślinność dróg przechodzących przez łęg

Circaeo-Alnetum

Podobnie jak drogi przechodzące przez poprzedni zespół i te drogi biegną po groblach, lecz wyniesienie jest tym razem mniejsze. Materiał zebrany w pięciu próbach zestawiono w tabeli 4.

Na drogach przechodzących przez *Circaeo-Alnetum* zanotowano ogółem 82 gatunki, w tym aż 50 takich, które są wspólne z sąsiadującym zespołem. Stanowi to 61,0% gatunków obserwowanych na tych drogach. Apofitów zespołu *Circaeo-Alnetum* jest 16 i osiągają na ogół wysokie stopnie stałości. Ilościowo przeważają apofity z *Querco-Carpinetum* i apofity zespołów nieleśnych (tab. 5).

Podział gatunków między typy biologiczne Raunkiaera jest w zasadzie podobny do tego, jaki otrzymaliśmy dla roślinności dróg przechodzących przez *Carici elongatae-Alnetum* (tab. 6).

W porównaniu z *Circaeo-Alnetum* stwierdzamy ponownie na drogach przewagę bryochamefitów i terofitów.

Część jezdna drogi charakteryzuje się wybitnym zmniejszeniem wzrostu roślin. Niektóre rośliny, np. *Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica*, *Athyrium filix-femina*, dorastające na zboczach dróg wysokości 1,5 m, na części jezdnej zwykle nie przekraczają 0,3 m. Prócz tego część jezdna ma 16 gatunków wyłącznych (przeważnie apofity zespołów nieleśnych). Niektóre apofity zespołu *Circaeo-Alnetum*, jak *Ranunculus repens*, *Poly-*

gonum hydropiper, Lysimachia nummularia, pojawiają się tylko na części jezdnej dróg, chociaż na drogach przechodzących przez inne zespoły takiej wybiórczości nie wykazują. Zbocza drogi wybierają niektóre apofity *Querco-Carpinetum* i *Pino-Quercetum*.

3. Roślinność dróg przechodzących przez grąd

Querco-Carpinetum

Drogi przechodzące przez fitocenozy zespołu *Querco-Carpinetum* leżą z reguły na tym samym poziomie, a niekiedy nawet niżej od nich (np. przy drodze dyrekcyjnej). Pogląd na roślinność tych dróg daje tabela 7.

Spośród 98 gatunków, które zanotowałem na drogach przechodzących przez grąd, 70 jest wspólnych z tym zespołem. Stanowi to 71,5%. Więcej niż trzecia część ogółu gatunków to apofity *Querco-Carpinetum*. W dalszej kolejności idą apofity zespołów nieleśnych oraz zespołów najbliżej spokrewnionych z tym zespołem, tj. *Circaeo-Alnetum* i *Pino-Quercetum* (tab. 8).

Spektrum biologiczne (tab. 9) charakteryzuje się przewagą hemikryptofitów, geofitów i fanerofitów. Porównanie z zespołem *Querco-Carpinetum* jest utrudnione, ponieważ W. Matuszkiewicz (1952) nie podaje spektrum biologicznego dla tego zespołu jako całości, tylko dla czterech jego podzespołów. Mimo to daje się zauważyć generalnie przewagę na drogach bryochamefitów i terofitów w stosunku do grądu, przy mniej więcej jednakowych ilościach hemikryptofitów, chamefitów i geofitów.

Obok licznych gatunków wspólnych każda część drogi ma szereg gatunków wyłącznych i tak: zbocze drogi spośród apofitów *Querco-Carpinetum* i *Pino-Quercetum*, a część jezdna apofity zespołów nieleśnych i 2 gatunki spośród apofitów *Circaeo-Alnetum*.

4. Roślinność dróg przechodzących przez bór mieszany

Pino-Quercetum

W fitocenozach *Pino-Quercetum* drogi zaznaczają się na ogół słabo, ponieważ wytyczono je bez usypania grobli, a gleba jest pokryta dość zwartą roślinnością.

Na drogach przechodzących przez bór mieszany, jako rezultat założenia 5 powierzchni próbnych, otrzymano listę 93 gatunków (tab. 10). W tej liczbie 58 gatunków (62,5%) jest znane z *Pino-Quercetum*, a 28 to apofity tego zespołu. Prócz tego znaczny jest udział apofitów *Querco-Carpinetum* i *Pineto-Vaccinietum myrtilli* oraz apofitów zespołów nieleśnych (tab. 11).

Dla roślinności dróg przechodzących przez fitocenozy *Pino-Quercetum* spektrum biologiczne zestawiono w tabeli 12. Zwraca tu uwagę znaczniejszy niż poprzednio udział chamefitów i geofitów. W stosunku do boru mieszanego zaznacza się wybitnie przewaga chamefitów kosztem hemikryptofitów.

Zróżnicowanie roślinności na tle zróżnicowania części drogi jest tu dość słabo widoczne i brak gatunków, które wykazywałyby istotne przywiązanie do części jezdnej lub zbocza. Większość gatunków pojawiając się w obu częściach wykazuje co najwyżej odmienną ilościowość.

5. Roślinność dróg przechodzących przez bór świeży

Pineto-Vaccinietum myrtilli

W przeciwieństwie do dróg przechodzących przez fitocenozy poprzedniego zespołu te wyraźnie zaznaczają się w krajobrazie jako jasna wstęga, ponieważ pokrycie roślinnością części jezdnej jest na ogół małe, a odsłonięta gleba jest piaszczysta i sucha. Dlatego zdecydowanie panują tu apofity *Pineto-Vaccinietum myrtilli* i apofity suchych zespołów nieleśnych. Na ogólną liczbę 94 gatunków notowanych na tych drogach (tabele 13 i 14) 52, czyli 55,4% stanowią gatunki występujące również w *Pineto-Vaccinietum myrtilli.*

Spektrum biologiczne roślinności przedstawia tablica 15. Dominują tu obok hemikryptofitów bryochamefity.

Drogi przechodzące przez ten najbardziej mszysty zespół mają w sumie więcej bryochamefitów od niego, kosztem fanerofitów (zarówno w liczbach względnych, jak i bezwzględnych).

Część jezdna dróg jest tylko w niewielkim stopniu zajęta przez rośliny naczyniowe, które grupują się raczej na zboczach. Tylko apofity zespołów nieleśnych pojawiają się tu częściej.

6. Roślinność dróg przechodzących przez bór bagienny

Pineto-Vaccinietum uliginosi

Pineto-Vaccinietum uliginosi jest najmniej rozpowszechnionym zespołem leśnym w Białowieskim Parku Narodowym; znaleziono tylko dwa miejsca, w których droga sąsiaduje z jego fitocenozami. Dlatego wszelkie dane są fragmentaryczne. Zebrane materiały zestawiono w tabeli 16. Ogółem zanotowano tu 59 gatunków, z których 15 występuje także w *Pineto-Vaccinietum uliginosi,* ale żaden z nich nie osiąga tam maksimum stałości. Przeważają apofity *Pineto-Vaccinietum myrtilli* i zespołów nieleśnych (tab. 17).

Tu udało się znaleźć jeden z bardzo nielicznych antropofitów na drogach: *Juncus macer (J. tenuis)* pochodzący z Ameryki Północnej, u nas już żadomowiony.

Tak jak na drogach przechodzących przez inne bory jest i tu także dużo bryochamefitów i chamefitów. Na uwagę zasługuje także obecność terofitów, które w borze bagiennym nie występują (W. Matuszkiewicz 1952).

IV. POCHODZENIE, SKŁAD I ZRÓŻNICOWANIE ROŚLINNOŚCI DRÓG LEŚNYCH

Listę gatunków notowanych na drogach leśnych w Białowieskim Parku Narodowym uzupełniłem przy rozważeniach ogólnych następującymi gatunkami podanymi dla dróg przez J. Paczoskiego (1930), a nie odszukanych przeze mnie:

Rubus suberectus	*Salix nigricans*
Sambucus racemosa	*Poa trivialis*
Stellaria uliginosa	*Bellis perennis*
Alopecurus pratensis	*Alopecurus aequalis.*

Uwzględniłem także kilka gatunków zanotowanych na drogach przy różnej okazji:

Campanula rotundifolia	*Centaurea austriaca*
Campanula trachelium	*Matricaria chamomilla*
Aquilegia vulgaris	*Ficaria verna*
Phegopteris polypodioides	*Eupatorium cannabinun*
Corydalis solida	*Trolius europaeus*
Isopyrum thalictroides	*Allium ursinum*
Campanula glomerata	*Anemone ranunculoides*
Lilium martagon	*Gagea lutea*
Epilobium montanum	*Geranium silvaticum*

Wśród 247 gatunków, które stwierdzono na drogach leśnych, przeważają apofity zespołów leśnych. Jest ich 178 gatunków (72,0%).

Apofity zespołów nieleśnych, czyli gatunki, które nie występują w zespołach leśnych BPN, a więc musiały przybyć na drogi spoza lasu, występują w ilości 67 gatunków (27,2%). Grupa antropofitów reprezentowana jest tylko przez 2 gatunki (0,8%) (ryc. 4).

Spośród 327 gatunków (razem *Phanerogamae, Pteridophyta* i *Bryophyta,* podanych dla zespołów leśnych przez W. Matuszkiewicza (1952), na drogach występuje 178. Oznacza to, że więcej niż połowa gatunków leśnych korzysta z nowych siedlisk utworzonych przez człowieka i z tego powodu daje się zaliczyć do flory synantropijnej.

Z powodu różnorodności siedlisk, jakie panują na drogach leśnych, prawie każdy gatunek jest potencjalnym apofitem, tzn. może przy sprzyjających warunkach przejść do zbiorowisk synantropijnych.

Wśród apofitów zespołów leśnych zdecydowanie przeważają gatunki mezofilne i kserofilne, tj. apofity zespołów *Querco-Carpinetum*, *Pino-Quercetum* i *Pineto-Vaccinietum myrtilli*. Pozostaje to w związku ze

Ryc. 4. Pochodzenie roślinności dróg (cyfry rzymskie oznaczają zespoły leśne — jak w tabeli 19)

Origine de la végétation des chemins (chiffres romains indiquent les associations forestières — comme sur le table 19)

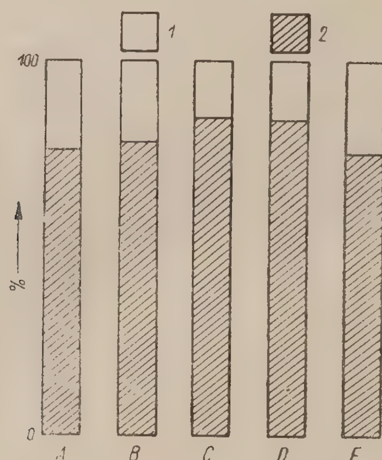
specyficzną gospodarką wodną, jaka panuje na drogach leśnych, często wyniesionych ponad poziom dna otaczającego lasu. Woda opadowa w tych warunkach spływa szybko do rowów.

Spektrum biologiczne dla apofitów zespołów leśnych charakteryzuje się wybitną przewagą hemikryptofitów, fanerofitów, i bryochamefitów (tab. 19). Wśród fanerofitów znaczną rolę odgrywają gatunki lasotwórcze. Wszystkie tutejsze gatunki drzew leśnych pojawiają się na drogach w postaci nalotu. Najczęściej występują *Picea excelsa* i *Carpinus betulus*. Spełniają one bądź rolę reliktów lasu, bądź pionierów lasu.

Większość apofitów zespołów leśnych występuje zarówno na zboczach dróg, jak i na częściach jezdnych, wykazując co najwyżej różne wartości pokrycia lub odmienną stałość. Jedynie *Prunella vulgaris* zdecydowanie wybiera część jezdną, co daje się wytłumaczyć jej światłożądnością.

Wśród apofitów zespołów nieleśnych brak chamefitów. Główną część apofitów zespołów nieleśnych stanowią hemikryptofity i bryochamefity. Udział bryochamefitów w tej grupie jest w rzeczywistości zapewne mniejszy, ale uda się go określić dopiero z chwilą lepszego poznania flory mszaków Białowieskiego Parku Narodowego.

Apofity zespołów nieleśnych osiedlają się głównie na części jezdnej drogi, gdzie jest więcej światła i skąd łatwo mogą być przenoszone dalej. Kilka z nich osiąga nawet na części jezdnej wysokie stopnie stałości.



Ryc. 5. Stosunek apofitów zespołów leśnych do apofitów zespołów nieleśnych na drogach przechodzących przez różne zespoły: A — *Carici elongatae-Alnetum;* B — *Circaeo-Alnetum;* C — *Querco-Carpinetum;* D — *Pino-Quercetum;* E — *Pineto - Vaccinietum myrtilli.* Apofity zespołów: 1 — nieleśnych, 2 — leśnych
Rapport de apophytes des association forestières aux apophytes des associations non-forestières (herbacées) sur les chemins traversant les différentes associations: A — *Carici elongatae - Alnetum;* B — *Circaeo - Alnetum;* C — *Querco - Carpinetum;* D — *Pino - Quercetum;* E — *Pineto - Vaccinietum myrtilli*

Stosunek apofitów zespołów leśnych do apofitów zespołów nieleśnych jest zmienny w zależności od sąsiadujących zespołów i średnio wynosi:

$$\frac{\text{apofity zespołów leśnych}}{\text{apofity zespołów nieleśnych}} = \frac{79{,}1\%}{20{,}9\%}$$

Szczegółowe dane na ten temat przedstawiono na ryc. 5.

Ogół gatunków ze względu na zróżnicowanie w występowaniu daje się podzielić na następujące grupy (patrz tab. 20):

1) gatunki powszechnie występujące z mniejszą lub większą stałością na wszystkich drogach leśnych,

2) gatunki ograniczające się w występowaniu do dróg przechodzących przez jeden lub najwyżej dwa zespoły,

3) gatunki wyłączne dla dróg przechodzących przez ols i lasy liściaste (*Carici elongatae-Alnetum, Circaeo-Alnetum* i *Querco-Carpinetum*),

4) gatunki wyłączne dla dróg borowych przechodzących przez fitocenozy zespołów *Pino-Quercetum, Pineto-Vaccinietum myrtilli* i częściowo *Pineto-Vaccinietum uliginosi,*

5) gatunki wyłącznie porastające część jezdną bez względu na zespół sąsiadujący,

6) gatunki wybierające zbocza dróg. Tutaj należy zaledwie kilka gatunków, które nie występują powszechnie, lecz ograniczają się do 2 — 3 typów dróg.

Takie grupowanie się gatunków dowodzi, że:

1) drogi jako siedliska mają wiele cech wspólnych, mimo znacznego zróżnicowania w zależności od sąsiadujących zespołów,

2) czynnikiem siedliskowym decydującym o rozwoju roślinności na drogach są stosunki wodne obok stosunków topograficznych (mikrorelief dróg, charakter podłoża itp.), przy niewspółmiernie dużej roli sąsiedztwa lasu,

3) na części jezdnej i na zboczach dróg panują odmienne stosunki ekologiczne.

Zaznaczyć jednak należy, że różnice roślinności w tych dwóch częściach są największe na drogach przechodzących przez zespoły wilgotne i stopniowo maleją na drogach sąsiadujących z fitocenozami zespołów suchszych. Nie chodzi tutaj o liczbę gatunków wyłącznych dla dróg, ale o ile stałość grupową (Tüxen R., Ellenberg H. 1937), co przedstawiam niżej:

Drogi przechodzące przez fitocenozy zespołów:	Stałość grupowa gatunków wyłącznych dla części jezdnej dróg:
Carici elongatae-Alnetum	50,0
Circaeo-Alnetum	43,8
Querco-Carpinetum	38,7
Pino-Quercetum	24,6
Pineto-Vaccinietum myrtilli	25,6

Skład grup (tab. 20) jest interesujący z punktu widzenia przynależności poszczególnych gatunków do odpowiednich jednostek syngenetycznych. Do pierwszej grupy należą gatunki o szerokiej amplitudzie ekologicznej, prawie eurytopowe, określane mianem towarzyszących.

Grupę gatunków wyłącznych dla dróg przechodzących i przez ols, łęg i grąd oraz częściowo bór mieszany tworzą przeważnie gatunki charakterystyczne dla klasy *Querco-Fagetea* i jednostek podległych. Znamienny

jest tutaj zwłaszcza udział gatunków łęgowych, tj. charakterystycznych dla związku *Alno-Padion:*

Festuca gigantea	*Stachys silvatica*
Circaea lutetiana	*Chrysosplenium alternifolium*
Ficaria verna	*Gagea lutea.*

Fakt ten jest oczywisty wobec ciągłych ruchów wód na drogach, wyniesionych ponad dno sąsiadujących fitocenoz leśnych. Dotyczy to przede wszystkim zboczy dróg, po których spływa woda z części jezdnej do rowów. Takie ruchy w zasadzie nie istnieją na drogach przechodzących przez bory. Tutaj istotny jest udział gatunków charakterystycznych dla klasy *Vaccinio-Piceetea.*

V. STANOWISKO SYSTEMATYCZNE ZBIOROWISK ROŚLINNYCH NA DROGACH

Systematyka zbiorowisk ruderalnych jest dotąd jeszcze nie ustalona, a poszczególni badacze reprezentują w tej sprawie bardzo odmienne poglądy. J. Braun-Blanquet (1949), Sissingh (1950) i Kornaś (1952) grupują zespoły ruderalne w rzędzie *Onopordetalia* z klasy zespołów synantropijnych *Rudereto-Secalinetea.* R. Tüxen (1950) szeroko rozbudował systematykę zbiorowisk synantropijnych (nitrofilnych), a dla zespołów ruderalnych porastających drogi i ścieżki utworzył osobną klasę: *Plantaginetea maioris.* W pracy niniejszej zastosowano ujęcie R. Tüxena (1950).

Wyraźne różnicowanie przez roślinność zboczy i części jezdnej dróg, o czym była mowa wyżej (tab. 20), każe oddzielnie rozpatrywać stanowisko systematyczne zbiorowisk porastających obie części drogi.

Roślinność o cechach wybitnie ruderalnych (patrz Wstęp) zajmuje głównie część jezdną drogi, to jest część najbardziej świetlistą, często suchszą i narażoną na skutki bezpośredniej i ustawicznej działalności człowieka. Udział gatunków leśnych (apofitów zespołów leśnych) jest tutaj o wiele mniejszy niż na zboczach dróg.

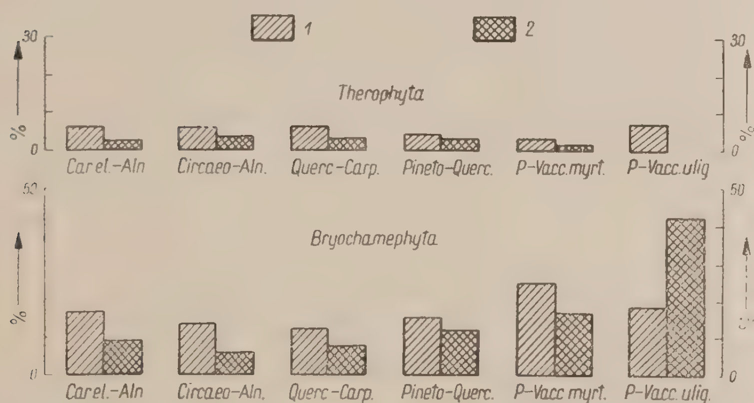
Spośród gatunków charakterystycznych dla klasy *Plantaginetea maioris* i rzędu *Plantaginetalia* oraz podległych im związków, występuje tu 5 gatunków:

Poa annua	*Platago maior*
Juncus macer	*Carex hirta*
Ranunculus repens	

Z listy tej jedynie *Poa annua, Plantago maior* oraz *Ranunculus repens* osiągają wysokie stopnie stałości. *Ranunculus repens* jest również dość częsty na zboczach dróg.

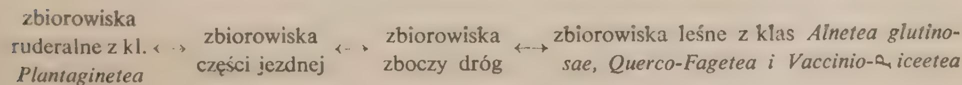
Przynależność zbiorowisk występujących na części jezdnej dróg w Białowieskim Parku Narodowym do klasy *Plantaginetea maioris* zdaje się nie budzić wątpliwości, chociaż zaliczenie ich do któregoś ze znanych związków i zespołów jest niemożliwe. Jest to zapewne spowodowane pewną specyficznością tych zbiorowisk wykształconych w sąsiedztwie i pod wpływem lasu, a w dodatku na obszarze objętym ochroną rezerwatową.

Zbiorowiska występujące na zboczach dróg są utworzone głównie przez gatunki leśne (apofity zespołów leśnych), ale nie dają się wprost zaliczyć do typowych postaci zespołów leśnych, ponieważ pewna swoistość panujących na zboczach dróg warunków ekologicznych utrudnia odtworzenie normalnych dla lasu stosunków socjalnych (por. ryc. 6).



Ryc. 6. Porównanie udziału terofitów i bryochamefitów w zespołach leśnych i na drogach przechodzących przez te zespoły: *1* — zespół leśny; *2* — roślinność dróg
Comparaison de la participation des terophytes et des bryochamephytes dans les associations et sur les chemins traversant ces associations: *1* — association forestière; *2* — végétation des chemins

Wzajemne nawiązania i podobieństwa między zbiorowiskami dróg leśnych w BPN a zbiorowiskami typowo ruderalnymi z jednej strony i typowo leśnymi z drugiej dają się przedstawić w postaci następującego schematu:



Schemat ten zdaje się również ilustrować tendencje rozwojowe (kierunek sukcesji), jakie mogą wykazywać zbiorowiska leśne w przypadku silnego wydeptywania, ujeżdżania i nawożenia (od prawej ku lewej) i zbiorowiska ruderalne (przynajmniej na terenach poleśnych) w przypadku zaprzestania działania tych czynników (od lewej ku prawej stronie).

Na koniec wreszcie pragnę zwrócić uwagę, że nie tylko sąsiadujące zbiorowiska leśne kształtują roślinność dróg, ale i one same pozostają pod ich wpływem, chociaż w Białowieskim Parku Narodowym mniej niż gdziekolwiek w Polsce Niżowej. Niestety wiemy o tym dotychczas mało.

Kilka gatunków, których pierwotne siedliska są na pewno poza lasem, zostało z racji ich występowania, zresztą sporadycznego, w zespołach leśnych BPN, uznane za apofity tych zespołów. Jednak położenie ich stanowisk leśnych w najbliższym sąsiedztwie dróg (według W. Matuszkiewicza 1952) zdaje się wskazywać, że dostały się one do zbiorowisk leśnych właśnie za ich pośrednictwem (patrz mapa, ryc. 1). Przynajmniej następujące gatunki mogły się dostać w ten sposób do lasu:

Thymus serpyllum — *Hieracium pilosella*
Hypochaeris radicata — *Nardus stricta*
Pulsatilla patens

V. STRESZCZENIE I WNIOSKI

1. Roślinność porastająca drogi w Białowieskim Parku Narodowym ma wybitne znamiona roślinności synantropijnej (por. Wstęp).

2. Podstawą analizy były wyniki otrzymane na 27 powierzchniach próbnych, wytyczonych na drogach przechodzących przez fitocenozy najpospolitszych zespołów leśnych Białowieskiego Parku Narodowego.

3. Zasadnicza analiza obejmowała kwestię pochodzenia roślinności dróg.

4. Zgodnie z przyjętym przy analizie pochodzenia flory synantropijnej zwyczajem wydzielono dwie grupy gatunków: a) *Apophyta* (w tym apofity zespołów leśnych i apofity zespołów nieleśnych), b) *Antropophyta*.

5. Kwalifikacji gatunków jako apofitów zespołów leśnych dokonywano według ich lokalnego występowania zasadniczo na podstawie pracy W. Matuszkiewicza (1952). Dany gatunek uznany został za apofit tego zespołu, w którym osiąga maksymalną stałość.

Rezultaty badań zestawiono w formie poniższych wniosków:

1. Roślinność na drogach leśnych BPN jest utworzona przynajmniej przez 247 gatunków, z których 178 (72,0%) to apofity zespołów leśnych, 67 gatunków (27,2%) to apofity zespołów nieleśnych, przybyłe na teren BPN z najbliższych okolic. W stosunku do innych zbiorowisk synantropijnych Puszczy Białowieskiej, zbiorowiska na drogach leśnych BPN charakteryzują się znikomym udziałem antropofitów, tj. gatunków obcego pochodzenia, rozpowszechnianych przez człowieka. Stwierdzono tu tylko dwa gatunki z tej grupy: *Juncus macer* i *Matricaria chamomilla* (patrz tab. 19 i ryc. 4).

2. Apofity zespołów leśnych stanowią 54,5% ogółu gatunków notowanych w zespołach leśnych BPN (M a t u s z k i e w i c z W. 1952). Prawdopodobnie liczba ta jest jeszcze większa, ale jej dokładne określenie wymaga dłuższych obserwacji. W każdym razie masowe pojawianie się roślinności leśnej na drogach świadczy o p o t e n c j a l n y m a p o f i t y z m i e większości gatunków leśnych.

3. Wśród apofitów zespołów leśnych zdecydowanie przeważają gatunki mezofilne i kserofilne, tj. apofity *Querco-Carpinetum, Pino-Quercetum* i *Pineto-Vaccinietum myrtilli.*

4. Większość gatunków występujących na drogach stanowią apofity sąsiadujących zespołów leśnych i zespołów najbliżej spokrewnionych. Udział apofitów zespołów nieleśnych jest różny na drogach przechodzących przez fitocenozy poszczególnych zespołów (ryc. 5) i średnio wynosi w stosunku do apofitów zespołów leśnych:

$$\frac{\text{apofity zespołów leśnych}}{\text{apofity zespołów nieleśnych}} = \frac{79{,}1\%}{20{,}9\%}$$

5. Spektrum biologiczne roślinności dróg charakteryzuje się przewagą hemikryptofitów i fanerofitów (ryc. 6).

6. Pokrycie dróg przez roślinność zależy przede wszystkim od stopnia używalności drogi (ryc. 3).

7. Ogół gatunków występujących na drogach podzielić można na kilka grup (por. tab. 20 i str. 176), co dowodzi, że: a) drogi jako siedliska mają wiele cech wspólnych, mimo znacznego zróżnicowania w zależności od sąsiadujących zespołów, b) czynnikiem decydującym o rozwoju i charakterze roślinności na drogach są stosunki wodne obok stosunków topograficznych (mikrorelief dróg, charakter podłoża itd.) przy niewspółmiernie dużej roli sąsiedztwa zbiorowisk leśnych, c) na części jezdnej i na zboczach dróg panują odmienne stosunki ekologiczne.

8. Zbiorowiska roślinne na drogach BPN należą niewątpliwie do klasy zespołów ruderalnych *Plantaginetea majoris* T x. et P r e i s g 1950 i rzędu *Plantaginetalia majoris* T x. 1950, chociaż zaliczenie ich do któregoś ze znanych związków i zespołów jest niemożliwe. Daje się to wy-

tłumaczyć ich specyfiką, uwarunkowaną sąsiedztwem lasu (por. także schemat na str. 176).

9. Znaczny udział apofitów zespołów nieleśnych w budowie zbiorowisk roślinnych na drogach w Białowieskim Parku Narodowym stanowi potencjonalne niebezpieczeństwo dla tego, jedynego w swoim rodzaju, obiektu ochrony przyrody. Niebezpieczeństwo to można by oddalić, ograniczając ruch wycieczkowy, zwłaszcza kołowy.

(Wpłynęło dn. 3.4.1960 r.)

Instytut Botaniki PAN
Pracownia Fitosocjologii Leśnej
w Warszawie

RÉSUMÉ

La grande Forêt de Białowieża de temps immémorial subissait l'influence de l'activité de l'homme, l'influence qui se fortifiait depuis la moitié du XIX siècle.

Un de plus importants changements, qui ont atteint la nature et le paysage de la Forêt de Białowieża, est le riche réseau de chemins et de percées forestières (laies). Ces chemins de différente manière sont couverts de végétation, qu'on peut, en se basant sur les suivants traits caractéristiques, qualifier à la végétation synantropique. Cette végétation:

1) existe dans les milieux déformés par l'homme;

2) se developpe et se répand sous l'influence de l'activité de l'homme;

3) est marquée de mécaniques endommagements des pousses, causés par l'activité de l'homme;

4) existe malgrè l'activité des facteurs mécaniques (le roulement des voitures, l'écrasement par la marche, le recépage);

5) supporte la fumure intensive d'azote;

6) possède une remarquable capacité de l'expansion, se dirigeant vers les surfaces découvertes;

7) est hétérogène au point de vue de son origine;

8) forme un conglomérat d'éléments écologiques les plus variés, des les xerophytes extrêmes jusqu'aux hygrophytes, qui, séparés par une petite distance, apparaissent, profitant de la différentiation émminente du micro-relief des chemins.

C'est la végétation des chemins traversant le Parc National de Białowieża, qui est objet d'étude dans le travail présenté. On a choisi cet objet, car les chemins fréquentés rarement se sont couverts d'une végétation spécifique. Outre cela il existe une complète élaboration phytosociologique des associations forestières de ce terrain, ce qui rend possible de déterminer leur rôle dans la formation de la végétation des chemins (W. Matuszkiewicz 1952).

On a fait des études fondamentalles sur les surfaces choisies qui étaient fixées sur les chemins traversant les associations forestières les plus communes du Parc National de Białowieża: *Carici elongatae-Alnetum, Circaeo-Alnetum, Querco-Carpinetum, Pino-Quercum et Pineto Vaccinietum myrtilli*. Sur ces surfaces,

dont l'étendue était de 100 m^2 chacune (5×20 m), on faisait des relevés phytosociologiques, en traitant à part la végétation des pentes des chemins et celle de leur partie carrossable. On a présenté les relevés phytosociologiques sur les tables, séparement pour les chemins traversant les associations différentes. Ces tables ont servi à analyser la végétation au point de vue de son origine.

Conformément à l'usage accepté en analysant l'origine de la flore synantropique, on a distingué deux groupes d'espèces:

1. Les apophytes (*Apophyta*), c'est-à-dire les espèces indigènes, spontanées ou cultivées, profitant de nouveaux millieux, formés par l'homme.

2. Les antropophytes (*Antropophyta*), c'est-à-dire les espèces d'origine étrangère, entraînées et répandues par l'homme. Entre les apophytes on a distingué deux groupes principaux: a) les apophytes des associations forestières, c'est-à-dire appararissant en état naturel dans les associations forestières du Parc National de Białowieża; b) les apophytes des associations non-forestières (herbacées) entraînées des environs les plus voisins sur les chemins forestiers du Parc National de Białowieża.

On a qualifié les espèces comme apophytes forestiers selon leur origine locale, en se basant principalement sur la publication de W. Matuszkiewicz (1952). Cette publication a servi de diviser détaillement le premier groupe d'apophytes aux apophytes de perticulières associations, c'est-à-dire: *Salici-Franguletum, Carici elongatae-Alnetum, Ciraceo-Alnetum* etc. La stabilité obtenue par une espèce donnée dans de diverses associations était base de cette division. Une espèce donnée était approuvée comme apophyte de cette association, dans laquelle elle avait obtenu une stabilité maximum.

Les résultats des recherches sont présentés par les conclusions suivantes:

1. La végétation des chemins forestiers du Parc National de Białowieża se forme au moins de 247 espèces, desquelles 178 (72,0%) sont les apophytes des associations forestières, 67 espèces (27,2%) — les apophytes des associations non--forestières (herbacées, entraînés sur le terrain du Parc National des environs les plus voisins. En comparaison d'autres groupements synantropiques du Parc National de Białowieża, les groupements végétaux des chemins forestiers de ce Parc se caractérisent par la participation bien petite des antropophytes, c'est-à-dire des espèces d'origine étrangére, répandues par l'homme.

2. Les apophytes des associations forestières forment 54,5% de total nombre d'espèces notées dans les associations forestières du Parc National de Białowieża. Ce nombre est probablement encore plus grand, mais il faut beaucoup plus d'observations pour le fixer exactement. En tout cas, l'apparition en masse de la végétation forestière sur les chemins témoigne l'apophytisme potentiel de la plupart d'espèces forestières.

3. Entre les apophytes des associations forestières les espèces mesophiles et xérophiles, c'est-à-dire les apophytes: *Querco-Carpinetum*, *Pino-Quercetum* et *Pineto-Vaccinietum myrtilli*, ont la prépondérance décidée.

4. Les apophytes des associations voisines ou des associations apparentées le plus proche forment la plupart d'espèces apparaissant sur les chemins. La participation des apophytes des associations non-forestières (herbacées) est différente sur les chemins traversant lest associations particulières (fig. 5). Par rapport aux apophytes des associations forestières, le moyenne s'exprime comme voici:

$$\frac{\text{les apophytes des associations forestières}}{\text{les apophytes des associations non-forestières (herbacées)}} : \frac{79{,}1\%}{20{,}9\%}$$

5. Le spectre biologique de la végétation des chemins se caractérise par la prépondérance des hemicryptophytes (48,9%) et des bryochamephytes (17,3%). Par comparaison aux associations voisines, la végétation des chemins se distingue par l'augmentation de la participation des géophytes, chamephytes, terophytes, et surtout des bryochamephytes, aux dépens des hemicryoptophytes et des phanerophytes (fig. 6).

6. Le recouvrement des chemins par la végétation dépend avant tout du degré de disponibilité du chemin (fig. 3).

7. On peut diviser les espèces apparaissant sur les chemins en groupes suivants (V. tabl. 20):

a — les espèces apparassant en général, avec une stabilité plus grande ou moindre, sur tous les chemins,

b — les espèces apparaissant sur les chemins traversant une seule ou tout au plus deux associations,

c — les espèces qui sont exclusives pour les chemins traversant les associations: *Carici elongatae-Alnetum, Circaeo-Alnetum,* et *Querco-Carpinetum,*

d — les espèces qui sont exclusives pour les chemins forestiers traversant les associations: *Pino-Quercetum, Pineto-Vaccinietum myrtilli* et, en partie, *Pineto-Vaccinietum uliginosi,*

e — les espèces exclusives, choisissant une partie carrossable du chemin, indépendemment de l'association voisine,

f — les espèces choisissant les pentes des chemins.

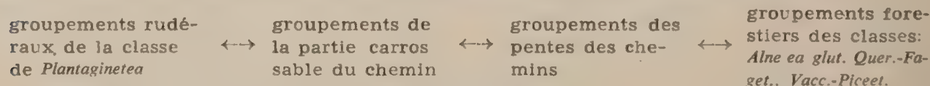
Un tel groupement d'espèces nous prouve que:

a) la totalité des chemins, comme milieu, a beaucoup de traits communs, malgré une différenciation remarquable, dépendant des associations voisines;

b) les rapports aquatiques à côté des rapports topographiques (micro-relief des chemins, caractére du support) forment des conditions qui décident du développement et du caractère de la végétation;

c) les rapports écologiques, existant sur la partie carrossable du chemin et sur les pentes des chemins, sont différents.

8. Les contacts réciproques et les ressemblances des groupements des chemins forestiers du Parc National de Białowieża et des groupements rudéraux typiques et forestiers typiques peuvent être représentés par les schèmes suivants:



LITERATURA

Braun-Blanquet J., 1949. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens II. Vegetation 1.2/3.

Czyrsznicówna M., 1929. Studia nad chwastami okolic Warszawy. Rocza. Nauk Roln. i Leśn. 23. Poznań.

Hellwig F., 1886. Ueber den Ursprung der Ackerunkrauter und der Ruderal--flora Deutschlands. I, II, Englers Bot. Jahrb. 7.

Kornaś J., 1952. Zespoły roślinne Jury Krakowskiej. II. Zespoły ruderalne. Acta Soc. Bot. Pol. 21.4: 701—718.

Kornaś J., 1959. Wpływ człowieka i jego gospodarki na szatę roślinną Polski — Flora synantropijna. Szata roślinna Polski pod red. W. Szafera. I. 87—125.

Kornaś J., Leśniowska I., Skrzywanek A., 1959. Obserwacje nad florą linii kolejowych i dworców towarowych w Krakowie. Fragm. Flor. et Geobot. 5.2: 199—216.

Krawiecowa A., 1951. Analiza geograficzna flory synantropijnej miasta Poznania. Poznań PTPN, Prace Kom. Biol. 13.1: 1—131.

Lisowski S., 1958. Zielnik mchów Polski. 33: 851—875. Mchy Puszczy Białowieskiej (Wojew. Białostockie). Poznań.

Matuszkiewicz A., 1955. Stanowisko systematyczne i tendencje rozwojowe dąbrów białowieskich. Acta Soc. Bot. Pol. 24.2: 459—494.

Matuszkiewicz A., Matuszkiewicz W., 1954. Die Verbreitung der Waldassoziationen des Nationalsparks von Białowieża. Ekologia Polska. 2.1: 33—66. + mapa.

Matuszkiewicz W., 1952. Zespoły leśne Białowieskiego Parku Narodowego. Lublin. Annales UMCS. Spl. VI, Sectio C, p. 218.

Nowiński M., 1955. Problem chwastów i ich zwalczania w oparciu o nauki biologiczne. Poznań. PTPN Prace Kom. Biol. 18.1: 1—146.

Paczoski J., 1930. Lasy Białowieży. Poznań. PROP. Monogr. Nauk. Nr 1.

Paczoski J., 1937. Chwasty i gleba. Przyroda i Technika. 16.2.

Romanow M., 1929. Zarys przyrodniczo-leśnych podstaw racjonalnej gospodarki w Puszczy Białowieskiej. Las Polski 9.10: 443—460.

Savulescu T., 1927. Die Vegetation von Bessarabien. Buletinal Agriculturi. 3. Bucaresti.

Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B., 1953. Rośliny Polskie. Warszawa PWN.

Sissing G., 1950. Onkruid-associaties in Niderland. s' Gravenhage.

Szmit Z., 1923. Zarys geologiczny i przyczynek do badań archeologicznych Puszczy Białowieskiej. Białowieża 2. 7—27. Warszawa.

Thelung A., 1915. Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. Beibl. zu den Englers Bot. Jahrb., 116.53.3/5.

Tüxen R., 1950 Grundriss einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. Mitt. d. Flor.-soziol. Arbeitsgemeinschaft. N. F. 2: 94—175.

Tüxen R., Ellenberg H., 1937. Der Systematische und der ökologische Gruppenwert. Mitt. d. Flor.-soziol. Arbeitsgemeinschen in Niedersachsen. 3. 171.

Wiśniewski T., 1923. Przyczynek do znajomości flory Puszczy Białowieskiej. Białowieża 2: 34—61. Warszawa.

Zaręba R., 1958. Ślady działalności ludzkiej w drzewostanach Białowieskiego. Parku Narodowego Sylwan 102.8: 9—18.

Cena zł 35.—

WARUNKI PRENUMERATY CZASOPISMA PT.

„ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE"

kwartalnik

Cena w prenumeracie zł 140.— rocznie
zł 70.— półrocznie

Zamówienia i wpłaty przyjmują:

1. Centrala Kolportażu Prasy i Wydawnictw „Ruch", Warszawa, ul. Srebrna 12, konto PKO Nr 1-6-100.020
2. Urzędy pocztowe i listonosze
3. Księgarnie „Domu Książki"

Prenumerata ze zleceniem wysyłki za granicę 40% drożej. Zamówienia dla zagranicy przyjmuje Przedsiębiorstwo Kolportażu Wydawnictw Zagranicznych „Ruch", Warszawa, ul. Wilcza 46, konto PKO nr 1-6-100.024.

Bieżące numery można nabyć lub zamówić w księgarniach „Domu Książki" oraz w Ośrodku Rozpowszechniania Wydawnictw Naukowych Polskiej Akademii Nauk — Wzorcownia Wydawnictw Naukowych PAN—Ossolineum—PWN, Warszawa, Pałac Kultury i Nauki (wysoki parter).

TYLKO PRENUMERATA ZAPEWNIA
REGULARNE OTRZYMYWANIE CZASOPISMA